Beiträge zur Kenntnis des Generationswechsels bei einigen Aphididae.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Albert-Ludwig-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Iwan Klodnitski
aus Gatschina (Rußland).

Freiburg i. Br. 1912.

Beiträge zur Kenntnis des Generationswechsels bei einigen Aphididae.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Albert-Ludwig-Universität zu Freiburg i. Br.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Iwan Klodnitski
aus Gatschina (Rußland).

Freiburg i. Br. 1912.

Dekan: Geh. Hofrat Prof. Dr. Himstedt.

Referent: Se. Excellenz Prof. Dr. Weismann.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 33. Abt. f. Systematik. 1912.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

I. Einleitung und geschichtlicher Überblick.
II. *Siphonophora rosae.*
III. *Aphis hederae.*
IV. *Aphis saliceti.*
V. *Chaetophorus testudinatus* und *aceris.*
VI. Besprechung der Resultate und Zusammenfassung.

I. Einleitung und geschichtlicher Überblick.

Die Tiergruppen, bei denen ein Generationswechsel in Form der Heterogonie vorkommt, wurden schon vor langer Zeit als Objekte der experimentellen Untersuchung verwendet, um die Fragen nach den Ursachen des Eintrittes der geschlechtlichen Fortpflanzung und den Einflüssen der äußeren Faktoren auf die Fortpflanzung im allgemeinen zu lösen. Eine Erklärung für die Besonderheiten dieser Fortpflanzung suchte die experimentelle Zoologie der früheren Zeit in den äußeren Einflüssen, wie Temperatur und Nahrung, zu finden. Da die Ablage der sogenannten Wintereier meistens bei Eintreten der für die Fortpflanzung ungünstigen Jahreszeit oder, allgemein,

bei Eintreten irgendwelcher ungünstigen äußeren Bedingungen vorkommt, so schien es auch am einfachsten, in den Änderungen dieser Bedingungen eine Erklärung für diese Probleme zu suchen.

Diese Ansicht war nicht nur in der früheren Zeit verbreitet, sondern ist auch neuerdings noch vertreten worden. Z. B. schreibt J. Loeb (1906) über den Einfluß der Temperatur auf die Lebenserscheinungen folgendes: „Die Art und Weise der Fortpflanzung wird bei vielen Formen durch die Temperatur erheblich geändert. Bei hoher Temperatur pflanzen sich die Aphiden parthenogenetisch fort, und die Generationen bestehen ausschliesslich aus Weibchen. Wird die Temperatur erniedrigt, so entstehen beide Geschlechter, die sich paaren."

Der Annahme, daß die äußeren Bedingungen direkt die Art der Fortpflanzung regulieren, begegnet man außer bei Loeb auch bei manchen anderen Autoren. Doch lehrt uns ein Blick auf die bis jetzt gewonnenen Ergebnisse über die Ursachen, welche die Fortpflanzungsart der Cladoceren und Rotatorien bestimmen, daß diese Annahme nicht richtig ist. Die früheren Angaben von Weismann (1880), daß bei Cladoceren der Fortpflanzungszyklus durch innere Ursachen bedingt wird, wurden in der neueren Zeit lebhaft bestritten und äußere Faktoren als die in erster Linie maßgebenden angegeben. Jetzt steht aber die Sachlage so, daß als die hauptsächlichen Ursachen, von denen der spezielle Charakter des Generationswechsels bei jeder Art abhängt, wieder innere anerkannt werden. Bei Rotatorien wurden als entscheidende Ursachen des Generationswechsels ganz verschiedene äußere Faktoren angegeben: Temperatur nach Maupas (1891), Hunger nach Nussbaum (1897), chemische Agentien nach Shull (1910), was auch darauf hinweist, daß keiner der genannten Faktoren mit Sicherheit als in erster Linie maßgebend angesehen werden kann.

Eine Beschränkung der Untersuchung auf wenige Gruppen, wie Rotatorien und Cladoceren, hat den Nachteil, daß sie zu einseitigen Resultaten führt. Nur an der Hand eines großen, alle gegebenen Gruppen mit den Besonderheiten ihres Lebens umfassenden Materials ist die Möglichkeit gegeben, eine allgemeine Lösung der Probleme zu schaffen.

Die Aphiden dienten in der neuesten Zeit vielfach als Objekte für die Sexualzellen- und Chromosomenuntersuchung. Auf dem Gebiete der experimentellen Forschung wurden nur einige Neben-untersuchungen in Verbindung mit Zellenstudien angestellt oder

Beobachtungen allgemeiner Art gemacht. So begegnet man öfters auf diesem Gebiete Ansichten, die auf den Ergebnissen der alten Forschung beruhen, da eine spezielle experimentelle Untersuchung dieser wichtigen Tiergruppe noch nicht gewidmet wurde. Doch wurden in der neuesten Zeit von Tannreuther an *Melanoxanthus salicis* (*salicola*) (1907) und von Morgan an *Phylloxera fallax* (1909) im Anschluß an cytologische Studien auf experimentellem Wege einige Resultate gewonnen, die mit den früheren Ergebnissen gar nicht im Einklang stehen und in inneren, nicht äußeren Faktoren ihre Erklärung finden.

Der Erste, der feststellte, daß die Aphiden sich ohne Copulation vermehren, war Leuwenhoek (1695), und er hielt die Tiere für Hermaphroditen. Später wurde die ungeschlechtliche Vermehrung der Aphiden von Réaumur (1737) entdeckt und durch seinen Schüler Bonnet zum ersten Male genau untersucht. Bonnet (1747) stellte fest, daß die Aphiden sich im Sommer parthenogenetisch fortpflanzen, im Herbst aber eine geschlechtliche Generation hervorbringen, die Wintereier ablegt. Als Untersuchungsobjekte dienten Bonnet *Aphis evonymi*, *Aphis plantaginis* und *Siphonophora rosae*. Bei der ersten Art konnte er 6, bei der zweiten 7 parthenogenetische Generationen verfolgen. Weitere Züchtung gelang ihm nicht, da die Tiere abstarben. Für *Siphonophora rosae* stellte Bonnet fest, daß der Zyklus dieser Art aus 10 Generationen besteht, wobei die zehnte die geschlechtliche ist. Als besonders günstig für diese Art bestimmte er eine Temperatur von 16—20° R. Der Unterschied zwischen den parthenogenetischen und geschlechtlichen Weibchen war Bonnet noch unbekannt und wurde erst später durch de Geer festgestellt. de Geer hat auch bemerkt, daß die auf der Rose vorkommenden Aphiden sich bei günstigen Bedingungen im Winter parthenogenetisch fortpflanzen können. Dasselbe beobachtete auch Kyber (1815), und er war der Erste, der es versucht hat, dieser Tatsache eine theoretische Erklärung zu geben. Auf Grund seiner Beobachtungen stellte er eine Hypothese der äußeren Wirkung auf das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere bei Aphiden auf. Den Leitfaden, welcher ihn zu dieser Hypothese führte, haben ihm die Beobachtungen über die Erstarrung und Überwinterung der Tiere gegeben.

Bonnet und de Geer fanden im Herbst und Winter am Boden und an Pflanzen Aphiden, die sich in Erstarrung befanden, die man aber in der Wärme wieder zum Leben und zur weiteren Fortpflanzung bringen konnte. Dasselbe beobachtete auch Kyber. An der

Hand einiger Beobachtungen versuchte er zu beweisen, daß die parthenogenetischen Tiere zu überwintern imstande sind. Auf einem Rosenstocke erstarrte geschlechtliche Tiere ließ er in diesem Zustand während des Winters 1804 in einem kalten Zimmer stehen. Im Januar in ein Wohnzimmer gebracht, lebten sie wieder auf und fingen an sich zu begatten, worauf die Weibchen zur Eiablage schritten. Im Frühjahr fand er auf einem Rosenstrauch noch erstarrte Individuen, die seiner Meinung nach keine ausgeschlüpften Fundatrices, sondern überwinterte Tiere sein mußten. Er brachte sie in ein Zimmer, wo sie sich weiter fortpflanzten. Ob sie aber wirklich überwinterte Weibchen oder Fundatrices waren, konnte Kyber nicht beweisen. Eine Kolonie von *Aphis dianthi*, die erstarrt war, belebte sich auch von neuem, als sie ins Zimmer gebracht wurde. Weitere Versuche über die Erstarrung und Überwinterung der parthenogenetischen Tiere stellte er nicht an, und die Überwinterung selbst, wenn sie auch sichergestellt wäre, erlaubt noch gar keine Schlüsse zugunsten einer Hypothese der äußeren Wirkung auf das Eintreten der geschlechtlichen Tiere zu ziehen, wie es Kyber tut.

Da die weiteren Kyber'schen Belege seiner Hypothese auf heutzutage nicht mehr ausreichenden Versuchen beruhen und auch unter sich keine genaue Übereinstimmung zeigen, so möchte ich hier den Autor selbst anführen. Nachdem er die obenerwähnten Beobachtungen beschrieben hat, sagt er folgendes: „Aus diesem allen folgt, dass wenigstens verschiedene Arten Blattläuse eben so gut, wie andere Insekten in Winterschlaf fallen, aus welchem sie Frühlingswärme wieder erweckt. So wie aber kein Insekt einen solchen Schlaf beginnen würde, solange die für alle Geschöpfe wohltätige Wärme auf dasselbe fortwirke und ihm Nahrungsquellen offen ständen, so scheint dieses auch der Fall bei den Blattläusen zu sein, und was noch mehr ist, diese letzten scheinen nicht einmal im Herbste Eier zu legen, sondern immerfort Junge zu gebären, sobald jene Bedingungen: Wärme und Nahrung fortdauernd sind. — Dieses lehrte mich die Erfahrung nicht nur an Rosenblattläusen, sondern an Nelkenblattläusen (*Aph. dianthi*), die ich zur näheren Beobachtung Sommer und Winter am Fenster meiner Wohnstube zu erziehen pflegte. Vier Jahre unterhielt ich diese Kolonie und doch sah ich während dieser Zeit nie ein Weibchen von ihnen im Herbste Eier legen, sondern immerfort den ganzen Winter hindurch Junge gebären, wiewohl in keiner so grossen Anzahl, wie im Frühjahr und Sommer. Die gepflegten Familien pflanzten sich aber nicht nur im

Sommer und Winter beständig fort, sondern, was das wunderbarste und auffallendste dabei war, ich bemerkte auch bei aller Aufmerksamkeit, welche ich darauf verwandte, seit jenen 4 Jahren keine Männchen und keine Begattung, die doch auch bei den oben erwähnten Blattläusen unter gleich günstigen Umständen alle Zeit im Herbste erfolgen sollte und bei der Rosenblattlaus auch wirklich im Freien erfolgt. Nur die Nelkenblattlaus scheint hierin eine Ausnahme zu machen, bei welcher ich überhaupt nie, auch im Herbste nicht, Begattung und Eier wahrgenommen habe. Sie bedarf vielleicht beides ihrer härteren Natur nach auch nicht, um so weniger, da sie von dem Safte vieler Pflanzen leben kann. — Fortdauernde Wärme und Nahrung also scheinen die Männchen im Herbste unnötig zu machen. Dieses sollte wenigstens aus den Beobachtungen der erwähnten Blattläuse folgen. Woher sonst eine Vermehrung ohne Männchen und Eier?“

Obgleich Kyber gar nicht beschreibt, auf welche Weise seine Versuche ausgeführt wurden, könnten die 4 Jahre langen Beobachtungen doch nicht ohne Bedeutung bleiben, wenn nicht einige Unklarheiten vorhanden wären, die von Kyber unberücksichtigt blieben. Die Art *Siphonophora rosae* hat [nach Buckton (1881)] drei Varietäten, von denen zwei geschlechtliche Tiere besitzen, während diese bei der dritten fehlen. Kyber gibt aber nun nicht an, welche dieser Varietäten er beobachtet hat. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß er den Unterschied der Varietäten gar nicht bemerkt hat. Wenn wir also alles Unsichere von seinen Beobachtungen abziehen, so können wir nur folgendes daraus entnehmen:

Einige Aphidenarten, wie die auf der Nelke und Rose mindestens in einer Varietät vorkommenden, pflanzen sich bei günstigen Bedingungen auch im Winter parthenogenetisch fort. Bei Eintritt der Kälte geben sie keine geschlechtlichen Tiere, sondern erstarren und können vielleicht auch überwintern. Ob die geschlechtlichen Tiere bei diesen Arten ganz fehlen oder nur sehr selten auftreten, bleibt unentschieden, da die Kyber'sche Arbeit hierfür zu wenig exaktes Material enthält.

Also sind für den einwandfreien Beweis einer Hypothese der Wirkung äußerer Faktoren hier gar keine Tatsachen angegeben, im Gegenteil, es finden sich solche vor, die mit dieser Hypothese nicht im Einklang stehen. Wodurch ließe es sich denn erklären,

daß einige Tiere ein und derselben Art überwintern, die anderen aber geschlechtliche Tiere hervorbringen? Ja, Kyber beschreibt sogar andere Tatsachen, die seiner Hypothese direkt widersprechen: „Selbst die schöne, warme Herbstwitterung des Jahres 1811, wo sogar Nächte lau waren, pflegte ich eine Kolonie von *Aphis lychnidis* und *hordei*, welche unzählige Eier legten, stets in der Sonne und des Nachts am verschlossenen Fenster standen." Hierin zeigte es sich schon deutlich, daß nicht die Kälte, wie Kyber vorher angibt, ein entscheidender Faktor für das Auftreten der geschlechtlichen Tiere ist.

Im weiteren beschreibt Kyber Tatsachen, die durch keine späteren Beobachtungen bestätigt werden. So behauptet er, das Auftreten der geschlechtlichen Tiere könne durch Kälte und Nahrungsmangel beschleunigt werden. Seiner Meinung nach erstreckt sich die Vermehrung der parthenogenetischen Tiere „oft nur bis ins 6. und 9. Glied, wenn der Sommer kühl oder trocken, mithin an Wärme und Saft der Pflanzen Mangel ist, bei günstiger Witterung aber auch wohl ins 12. ja 15. Glied und beim Überwintern auch noch weitere Generationen hinaus." Zuerst redet Kyber davon, daß *Aphis hordei* und *avenae* in der Wärme Eier ablegten, dagegen sagt er später, daß dieselben Arten bei kalter Witterung früher zur Eiablage kommen etc. Obwohl die Arbeit manche sehr interessante Beobachtungen enthält, ist ihr theoretischer Teil mehr auf Spekulationen als exakten Tatsachen aufgebaut. Darum ist es auch nicht richtig, den Kyber'schen Versuchen eine so große Beweiskraft zuzuschreiben, wie es selbst in neuester Zeit manchmal noch geschieht.

Durch Schmiedeberg (1829) wurde der Lebenszyklus der Art *Aphis mali* beschrieben: die Fundatrix lebt 15—20 Tage und legt 30—42 Junge ab. Der Lebenszyklus der Art besteht aus 15 Generationen, wovon die letzte geschlechtlich ist.

Die eigentliche Natur der Fortpflanzung wurde erst von Claus und Leuckart festgestellt: Ersterer fand, daß die ungeschlechtliche Vermehrung eine parthenogenetische ist, und letzterer nannte den Generationswechsel dieser und der geschlechtlichen Fortpflanzungsart „Heterogonie" (1865).

Balbiani[1]) zeigte, daß, wenn sexupare Weibchen auf frische

1) Die experimentelle Arbeit von Balbiani war mir nicht zugänglich. Seine Versuche sind in Morgan's „Experimenteller Zoologie" beschrieben.

Triebe gebracht werden, sie doch nur geschlechtliche Tiere erzeugen, also hier die Ernährung ohne Einfluß auf die Fortpflanzungsweise bleibt; trotzdem er meint, daß in gewissen Vermehrungsperioden und Jahreszeiten der Organismus für die äußeren Einflüsse prädisponiert ist, beweist aber diese Ansicht nichts. Manche von Balbiani's Versuchen sind nicht einwandfrei, z. B. der, auf Grund dessen er behauptet, daß die sexuparen Weibchen neben den geschlechtlichen auch parthenogenetische Junge hervorbringen können. Von verschiedenen Forschern wurde zwar nachgewiesen, daß bei manchen Arten beide Geschlechter entweder von einer und derselben Mutter oder von verschiedenen Muttertieren geboren werden; dagegen wurde die Abstammung geschlechtlicher und parthenogenetischer Jungen von einer und derselben Mutter nicht beobachtet.

Kessler (1886) bezweifelte, daß die im Winterschlaf befindlichen Weibchen überwintern können und im Frühjahr wieder fortpflanzungsfähig sind. Er bestritt auch die Angaben Kyber's, da er dessen Arbeit von verschiedenen Standpunkten aus nicht für exakt hielt, und stellte folgende Fragen: mit welchen Tieren und in welcher Jahreszeit hat Kyber seine Versuche angefangen? Sind die beim Anfang der Untersuchung benutzten Rosenstöcke bis zum Schluß dieselben geblieben? usw. Diese Fragen bleiben in den Untersuchungen Kyber's unbeantwortet. Kessler stellte auch eigene Untersuchungen an, meint aber, daß „Hindernisse und daneben auch noch Zufälligkeiten eintreten, welche eine jahrelange, ununterbrochene Beobachtung fast unmöglich machen". Am 11. April 1882 fand er ein geflügeltes Weibchen von *Aphis rosae* und brachte es ins Zimmer, wo die Nachkommenschaft desselben sich auch fortpflanzte. Bis zum 28. September erhielt er im Zimmer 13 parthenogenetische Generationen, deren letzte im Larvenzustand zugrunde ging, von der er aber vermutete, daß sie eine geschlechtliche war. Kessler's Arbeit gibt uns zwar keine endgültigen Resultate, welche die alte Hypothese der Wirkung äußerer Faktoren widerlegen könnten, doch ist seine Kritik an Kyber's Beobachtungen wertvoll.

Morgan (1909) glaubte auf Grund der Untersuchungen von de Geer und Kyber, daß bei günstigen äußeren Bedingungen die ungeschlechtliche Vermehrungsweise ununterbrochen fortdauern kann, und versuchte zu analysieren, welches nun die äußeren Bedingungen sind, die schließlich das Auftreten der geschlechtlichen Formen bestimmen. Er brachte mit Aphiden besetzte Rosenstöcke in einen Eisschrank, ohne daß die parthenogenetische Vermehrung unter-

brochen worden wäre. Andrerseits überzeugte er sich davon, daß die geschlechtlichen Tiere auch bei guter Witterung erscheinen können; also ist die Temperatur kein fortpflanzungsändernder Faktor. Auch die Hungerversuche blieben ohne Einfluß auf die Parthenogenese, ebenso die Versuche mit Nahrungsänderung, die in der Weise angestellt wurden, daß die mit Aphiden besetzten Pflanzenzweige in verschiedene Salzlösungen gestellt wurden. Auch die Untersuchungen an *Phylloxera fallax* und *Phylloxera caryacaulis* (1909) haben Morgan noch mehr davon überzeugt, daß die inneren Faktoren die Hauptursachen des Generationswechsels sind. Immerhin hält er es nicht für unmöglich, obgleich es bis jetzt noch nicht bewiesen werden konnte, daß auch äußere Faktoren den Generationswechsel beeinflussen können.

Die Untersuchungen des Aphidenforschers Mordwilko (1907) bringen zahlreiche Einzelbeobachtungen, geben aber auf experimentellem Gebiete wenig neues. Was das Vorkommen der geschlechtlichen Generation betrifft, schließt er sich in der Hauptsache den Kyber'schen Anschauungen an.

Der erste Forscher, der den Lebenszyklus der Aphiden rein durch innere Ursachen erklärte, war Tannreuther (1907). Er machte seine Untersuchungen an *Melanoxanthus salicis* (*salicola*) und stellte fest, daß sowohl unter normalen als auch künstlich abgeänderten Bedingungen der volle Zyklus von der Stammutter ab stets aus sieben Generationen besteht. Ungenügende Nahrung, ebenso wie herabgesetzte Temperatur können keinerlei Einfluß auf das Erscheinen der geschlechtlichen Generation ausüben. Es besteht nur insofern eine Einwirkung, als die Entwicklung gehemmt wird, ohne daß aber die Zahl der Generationon sich ändert. Unter ungünstigen Lebensbedingungen müssen also die geschlechtlichen Individuen zeitlich später, nicht aber in einer früheren Generation eintreten. Nach Tannreuther treten auch die geflügelten Tiere vollkommen unabhängig von äußeren ungünstigen Bedingungen auf. Bei der erwähnten Art beobachtete er in der zweiten Generation, gerade da, wo die Pflanze die reichlichste Nahrung darbot, 95 % geflügelte Individuen. In der fünften Generation tritt eine Spaltung in männliche und weibliche Linien ein. Die Eier dieser Weibchen entwickeln sich zu den Sexuparen der sechsten Generation, die in der siebenten entweder Weibchen oder Männchen erzeugen.

Untersuchungen anderer Forscher zeigten, daß gewisse Aphidenarten sich sehr lange parthenogenetisch fortpflanzen können.

Slingerland (1893) hat im Laufe von 33 Monaten 62 Generationen einer Aphidenart gezüchtet und bekam innerhalb dieser 3 Jahre immer nur parthenogenetische Formen (nach Shull, 1910). Auch bei *Phylloxera* konnte Boiteau (1881) fast 2 Jahre lang nur parthenogenetische Tiere züchten.

Andrerseits war auch ein frühzeitiges Erscheinen von Geschlechtstieren, nämlich schon im Frühjahr, bei *Aphis saliceti* und *Chladobius* bekannt, wurde aber von einigen Forschern als Folge äußerer Einflüsse betrachtet. Dieselbe Erscheinung tritt auch bei *Chermes*, *Pemphigus*, *Phylloxera* und *Lachnus* zutage: z. B. kommt bei *Lachnus pinicola* und *L. piceicola* die geschlechtliche Generation von Mitte Juni bis Anfang Juli vor (Cholodkowsky), und bei der Eichen-*Phylloxera* beobachtete Dreyfus sexuale Formen von Ende Juni bis September. Davis (1909) zeigte bei einer Korn-Aphidenart, daß die geschlechtlichen Tiere hier nicht in nur einer, sondern in mehreren Generationen auftreten (nach Shull, 1910).

Aus den bisherigen Ergebnissen scheinen sich folgende Schlüsse mit Sicherheit ziehen zu lassen: 1. Bei einigen Aphiden, Chermetiden und Phylloxeriden erscheint die geschlechtliche Generation frühzeitig im Frühjahr oder Sommer. 2. Bei anderen erscheint die geschlechtliche Form erst im Herbst. 3. Eine dritte Kategorie von Arten kann sich dauernd einige Jahre lang parthenogenetisch fortpflanzen. 4. Die geschlechtlichen Tiere können nicht nur in einer bestimmten, sondern bei einigen Arten in verschiedenen Generationen vorkommen. 5. Bis jetzt ist es noch nicht bewiesen, daß äußere Faktoren auf die Fortpflanzungsweise eine direkte Wirkung ausüben können.

Auf Anregung des Herrn Prof. Weismann habe ich die vorliegenden Untersuchungen über den Generationswechsel und das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere bei *Aphididae* angestellt. Zuerst untersuchte ich (1910) die Art *Siphonophora rosae* Koch, da über den Lebenszyklus dieser Art nach den Untersuchungen anderer Forscher noch vieles unklar blieb. Diese Art erwies sich aber als ein sehr ungünstiges Objekt für eine weitgehende Untersuchung, da sie derselben viele technische Schwierigkeiten entgegenstellte. Viel bequemer für die Untersuchung war *Aphis hederae* Kalt., die ich 16 Monate lang beobachtete. Schließlich machte ich noch Untersuchungen über *Aphis saliceti* Kalt., *Chaetophorus testudinatus*

Thornton und *Ch. aceris* Koch, *Siphonophora rosae* Varietät *glauca* Buckton, *Aphis sambuci* Linn., *Aphis padi* Réaum. und noch zwei außer *Aphis saliceti* auf der Weide vorkommende Arten.

Die Schwierigkeiten, welche mir bei der experimentellen Forschung an Zimmerkulturen sehr häufig entgegenstanden, haben mich gezwungen, diese Untersuchungen durch möglichst exakte Beobachtungen im Freien zu vervollständigen.

In den vier folgenden Kapiteln sind die wichtigsten Resultate der Untersuchung über *Siphonophora rosae* (II), *Aphis hederae* (III), *Aphis saliceti* (IV) und *Chaetophorus testudinatus* und *aceris* (V) dargestellt. Beobachtungen über die Varietät *glauca* und zwei auf der Weide vorkommende Arten sind in Kap. II und IV erwähnt. Einige Resultate der Beobachtung über andere Arten, wie *Aphis sambuci* und *Aphis padi*, erwähne ich kurz im letzten Kapitel.

Es sei mir gestattet, meinem verehrten Lehrer Herrn Geheimrat Weismann meinen herzlichen Dank für die Überlassung des Themas und die mannigfachen Anregungen zu dieser Arbeit auszusprechen. Eine angenehme Pflicht ist es mir auch, den Assistenten des Zoologischen Institutes, dem Herrn Prof. Dr. Schleip und dem Herrn Privatdozenten Dr. Kühn, für ihre Hilfe und Ratschläge zu danken. Außerdem möchte ich den Herren Dr. Schleip und Dr. K. Wagner besonderen Dank für das liebenswürdige Übernehmen der Beobachtung und Unterhaltung der Kulturen von *Aphis hederae* während meiner Abwesenheit vom Institut aussprechen (ersterer vom 20. Dezember 1910 bis zu 18. Januar 1911, letzterer vom 4. bis zum 20. November 1910); Herrn Dr. v. Voss (Straßburg i. E.) bin ich für Übernahme der Korrekturen zu Dank verpflichtet.

II. *Siphonophora rosae.*

Auf den Rosen fand ich im Frühjahr 1910 drei Varietäten der Art *Siphonophora rosae:* eine braune, eine dunkelgrüne und eine hellgrüne, von welchen nur die beiden ersten zur genaueren Untersuchung verwendet wurden. Die Ergebnisse der Untersuchung sind im Teil A des Kapitels beschrieben. Über die hellgrüne Varietät wurden nur allgemeine Beobachtungen gemacht, die im Teil B des Kapitels stehen.

A. Braune und dunkelgrüne Varietät.

1. Material und Technik der Untersuchung.

In Bau und Größe sind die braune und dunkelgrüne Varietät einander ähnlich (Länge bis 3 mm); ihre Unterschiede sind von Buckton in der Monographie der Blattläuse genau beschrieben. Im Herbste erzeugen die beiden Varietäten geschlechtliche Tiere. Bei meinen Versuchen habe ich vorzüglich die braune Varietät gebraucht, da sie besser zu beobachten ist.

Es zeigte sich bald, daß die Technik des Verfahrens große Schwierigkeiten bietet. Zuerst versuchte ich die Tiere auf abgeschnittenen und in Gläsern mit physiologischer Nährlösung gestellten Ästchen zu züchten, doch erwies sich diese Methode als untauglich, da die Aste bald verwelkten und jede kleine Veränderung der Pflanze zu Lebensstörungen und zum Tode der Tiere führte. Die allein mögliche Technik der Untersuchung, zu der ich gekommen bin, nämlich die Tiere auf Topfrosen zu kultivieren, bot auch viele Schwierigkeiten dar, besonders bei der Isolierung vieler einzelner Tiere. Die größte Schwierigkeit bestand darin, die Pflanze bei den Versuchen immer frisch zu erhalten, besonders im Sommer, wo mir nicht immer frische Pflanzen zur Verfügung standen. Während dieser Periode gingen die Tiere daher auch massenhaft zugrunde. Um die Fehler, die dabei entstehen können, zu kontrollieren und auch Lücken der Zimmerbeobachtung auszufüllen, mußte ich andere Methoden suchen. Dazu machte ich regelmäßige Beobachtungen über die Entwicklungszeit und auch die Generationsfolge im Freien. Dabei gewann ich auch eine Reserve, die man benützen konnte, falls mein Zimmermaterial zugrunde gehen würde. Die Experimente mit diesem Reservematerial brachten leider einige Unsicherheit. Im Freien machte ich manchmal auch einzelne exaktere Versuche, indem ich die Äste mit Gaze umhülle oder einzelne Tiere auf Pflanzen isolierte. Es wurden folgende Versuche angestellt: 1. Versuche bei normaler Temperatur, die der draußen herrschenden nahe stand. Zuerst wurden die Versuche im Zimmer ausgeführt, später im Wärmehause, da die Zimmerluft zu trocken und darum schädlich für die Pflanzen war. 2. Kälteversuche wurden im Sommer in einem Glasschrank ausgeführt, wobei die Temperatur auf 15—16° C stand, also durchschnittlich etwa 7—8° niedriger als im Zimmer. Durch den unteren Teil des Kälteschrankes, der aus einem Zinkkasten bestand, wurde un-

unterbrochen kühles Wasser durchgeleitet, was zur Herabsetzung der Temperatur führte. Größere Abkühlung konnte ich nicht erreichen, da eine solche besondere Einrichtungen verlangt. Kleine Räume, wie Eiskeller usw., können dazu nicht gebraucht werden, da sie keine guten Bedingungen für die Pflanze bieten; andere standen mir nicht zur Verfügung. Die Temperatur meines Kälteschrankes (am Tag: 15—16° C, nachts: 2—3° kühler) war aber der Frühherbsttemperatur, bei der bekanntlich schon geschlechtliche Tiere vorkommen, angenähert. 3. Die Wärmeversuche wurden ebenfalls in einem Glasschrank gemacht, in dem die Temperatur mit Hilfe eines Wasserbades auf 28—30° C gehalten war.

2. Entwicklung der Kulturen im Zimmer und im Freien.

Die Fundatrices schlüpfen im Freien aus den Eiern von Mitte April bis Anfang Mai, so daß also die Zeit zwischen dem Ausschlüpfen der ersten und der letzten Fundatrices beinahe einen Monat dauert. Ende April wird schon die Geburt der 2. Generation beobachtet. Bei optimaler Temperatur (20—24° C) dauert die Entwicklung einer Fundatrix nur 10 Tage, bei niedriger Temperatur wird die Entwicklungszeit größer. Daher brauchen die früh ausschlüpfenden Fundatrices längere Zeit zur Entwicklung, so daß die Zeit der Geburt der 2. Generation bei allen etwas ausgeglichen wird. Die ersten Beobachtungen im Frühjahr 1910 wurden bei einer braunen Fundatrix gemacht. Das Tier wurde jeden Tag auf eine neue Pflanze gebracht und die Zahl der Neugeborenen jeden Morgen gezählt. Den ersten Morgen hatte das Tier 16 Junge, den zweiten 9, den dritten 15 usw. In den Tabellen sind stets die Zahlen der Neugeborenen zu denen der vorigen Tage addiert (Tab. 1). Die Differenz zwischen zwei Zahlen stellt also die Tagesbrut dar. In 7 Tagen brachte die Fundatrix 77 Junge hervor, daher wurden im Durchschnitt 11 Junge täglich geboren. Beobachtungen über andere Fundatrices zeigten ungefähr dasselbe, obgleich die gesamte Zahl der Nachkommen bei verschiedenen Tieren etwas schwankt. Als Maximum wurden ungefähr 70—80 Junge festgestellt. Die Beobachtungen über eine grüne Fundatrix gaben im Jahr 1911 ähnliche Resultate wie über die braune (Tab. 2).

Tab. 1.

Fortpflanzung einer braunen Fundatrix.

Tage der Geburten	Gesamtzahl der Jungen
12. Mai	16
13. „	25
14. „	40
15. „	49
16. „	59
17. „	72
18. „	77

Tab. 2.

Fortpflanzung einer grünen Fundatrix.

Tage der Geburten	Gesamtzahl der Jungen
1. Mai	16
2. „	20
3. „	26
4. „	35
5. „	42
6. „	55
7. „	63
8. „	72

Die jungen Tiere werden 10 Tage nach der Geburt fortpflanzungsfähig. Unter den von den beiden oben beschriebenen Fundatrices geborenen Jungen befanden sich etwa 10—15 % Geflügelte, was aber nicht die Regel ist. So z. B. beobachtete ich im Jahre 1911 einen Fall, wo im Mai 55 Tiere von einer Fundatrix geboren wurden, die sich alle zu Geflügelten entwickelten.

Tab. 3.

Geburt der 4. Generation bei normaler und herabgesetzter Temperatur.

Tage der Geburten	Zimmerversuche					Kälteversuche		
	Zimmertemperatur	1. ♀ braun	2. ♀ braun	3. ♀ braun	4. ♀ grün	Kältetemperatur	1. ♀ braun	2. ♀ braun
1. Juni	22	—	—	10	—	16	—	—
2. „	22	11	—	16	—	16	10	—
3. „	22	16	13	22	—	15	13	—
4. „	22	24	27	27	—	15	17	—
5. „	22	+	37	+	—	15	26	—
6. „	24	—	46	—	10	16	32	—
7. „	24	—	—	—	20	16	34	10
8. „	24	—	—	—	31	16	36	13
9. „	24	—	—	—	37	17	—	15
10. „	23	—	—	—	47	16	—	23
11. „	21	—	—	—	—	16	—	28
12. „	19	—	—	—	—	15	—	33
13. „	—	—	—	—	—	15	—	38
14. „	—	—	—	—	—	15	—	40

Mit + sind die frühzeitig abgestorbenen ♀♀ bezeichnet.

Alle braunen Tiere, die im weiteren beobachtet wurden, stammen von der ersten Fundatrix (Tab. 1). Am 22. Mai begannen die erstgeborenen Jungen die 3. Generation hervorzubringen. Die Geburten dauerten 6—7 Tage und die maximale Zahl der Neugeborenen betrug beinahe 62. Täglich wurden im Durchschnitt 9—10 Junge geboren.

Bei der weiteren Besprechung der Tabellen berücksichtige ich hauptsächlich die minimale Entwicklungszeit, da diese Zeit für die Mehrzahl der Tiere beinahe gleich war, und die maximale Zahl der Neugeborenen. Der letzteren näherten sich auch die Zahlen von Embryonen und Eiern an, die ich im Leibe der Muttertiere feststellte. Am 1. Juni fing die erste Geburt der 4. Generation an (Tab. 3). Weibchen, welche die Geburt später begannen, waren selbst auch später zur Welt gekommen. Die maximale Zahl der Neugeborenen der 4. Generation war 47. Täglich wurden 7—11 Junge geboren, welche nach etwa 11 Tagen fortpflanzungsfähig waren.

Tab. 4.

Geburt der 5. Generation (Zimmer).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀ braun	2. ♀ braun	3. ♀ braun	4. ♀ grün
12. Juni	19	2	6	7	—
13. „	21	7	11	12	—
14. „	20	15	21	17	—
15. „	16	18	—	19	—
16. „	16	19	—	—	—
17. „	18	—	—	22	4
18. „	18	—	—	24	11
19. „	18	—	—	—	16

Am 12. Juni begann die Geburt der 5. Generation (Tab. 4). Bei den zahlreichen Versuchen, die ich ausführte, gingen mir viele Tiere zugrunde, am häufigsten dadurch, daß die Weibchen am Anfange oder im weiteren Verlauf ihrer Fortpflanzungstätigkeit von den Zweigen herabfielen. Aus der 5. Generation wurden hauptsächlich die erstgeborenen Weibchen zur Fortpflanzung gebracht, doch wird auch das Schicksal einiger letztgeborenen im weiteren besprochen. Bei der Geburt der 5. Generation traten einige Erscheinungen auf, die meine Kolonien immer mehr schwächten und darum auch zu ungenügenden Resultaten führten. Zu jener Zeit wurden die Pflanzen

schon ziemlich trocken und gaben eine ungenügende Nahrung, was hauptsächlich zur Verkleinerung der Zahl der Neugeborenen führte. Für die 5. Generation war in den Zimmerkulturen die Maximalzahl 24, durch indirekte Methoden, wie Zählung der Embryonen im Leibe der Mutter und Beobachtung im Freien, konnte ich diese Zahl aber als eine viel höhere, nahe an 35, bestimmen. Die Zahl der täglich Geborenen war im Durchschnitt für die 5. Generation beinahe 4,5. Die Zeit der Entwicklung betrug bei den Tieren der 5. Generation 12 Tage.

Tab. 5.

Geburt der 6. Generation (Zimmer).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀ braun	2. ♀ braun	3. ♀ braun	4. ♀ grün	5. ♀ grün
25. Juni	16	8	—	—	—	—
26. „	15	—	—	—	—	—
27. „	16	10	2	1	—	—
28. „	18	—	5	2	—	—
29. „	18	13	9	6	—	—
30. „	20	16	14	7	—	—
1. Juli	16	—	—	—	—	—
2. „	17	—	—	10	3	—
3. „	16	—	—	—	—	4
4. „	15	—	—	11	6	7
5. „	16	—	—	13	7	10
6. „	16	—	—	14	9	—
7. „	15	—	—	—	12	—
8. „	15	—	—	—	14	—
9. „	17	—	—	—	21	—

Tab. 6.

Geburt der 6. Generation (Warmhaus).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀ braun	2. ♀ braun	3. ♀ braun	4. ♀ braun	5. ♀ grün
24. Juni	21	5	—	—	—	—
25. „	21	10	2	1	5	—
26. „	20	11	3	3	6	—
27. „	22	—	7	5	9	—
28. „	20	12	9	10	11	3
29. „	20	14	—	13	14	6
30. „	25	17	13	17	22	15
1. Juli	18	18	15	20	—	22
2. „	20	21	16	—	—	25
3. „	20	—	18	—	—	28
4. „	20	—	19	—	—	—

Sie begannen am 24. Juni die Geburt der 6. Generation. Diese Generation wurde im Zimmer und auch im Wärmehause geboren, wo die Temperatur etwas höher als im Zimmer war (Tab. 5. u. 6). Im Wärmehause (Tab. 6), wo alle Vorgänge ganz normal verliefen, da die Tiere auf frische Pflanzen gebracht wurden, war die maximale Zahl der Geborenen 28, und täglich wurden im Durchschnitt 3,2 geboren, während im Zimmer (Tab. 5) die maximale Zahl nur 21 betrug und täglich nur 2,2 geboren wurden. Weitere Versuche wurden nur im Wärmehause ausgeführt, da die Tiere im Zimmer nicht am Leben blieben. Die minimale Zeitdauer der Entwicklung der 6. Generation betrug 14 Tage.

Tab. 7.

Geburt der 7. Generation (Warmhaus).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀ braun	2. ♀ braun	3. ♀ braun	4. ♀ braun	5. ♀ braun	6. ♀ grün	7. ♀ grün	8. ♀ grün
8. Juli	20	1	1	—	—	—	—	—	—
9. „	20	5	5	1	—	—	1	—	—
10. „	22	6	7	4	—	—	4	—	—
11. „	23	—	—	7	—	—	7	—	—
12. „	23	—	—	—	6	—	—	—	—
13. „	22	—	—	—	10	—	—	3	—
14. „	23	—	—	—	12	2	—	7	—
15. „	25	—	—	—	14	7	—	10	4
16. „	25	—	—	—	—	—	—	—	6
17. „	23	—	—	—	—	—	—	—	9
18. „	23	—	—	—	—	—	—	—	10

Am 8. Juli begann die Geburt der 7. Generation und verlief bei den Versuchen im Wärmehause sehr unregelmäßig, da sich mit der Zeit immer mehr die schädlichen Einflüsse der schlechten Ernährung geltend machten. Daher stimmte auch die maximale Zahl der Geborenen (14) nicht mit der im Freien erhaltenen überein, die 26 betrug (Tab. 7). Zur Fortpflanzung wurden Tiere, die in verschiedenen Zeiten geboren waren, verwendet. Die 7. Generation entwickelte sich in 15 Tagen. Am 23. Juli wurden die ersten Tiere der 8. Generation geboren. Von diesen wurden nur wenige Tiere hervorgebracht, und bald darauf gingen die Kolonien infolge des schlechten Gedeihens der Nährpflanzen zugrunde. Weitere Beobachtungen mußte ich daher bei anderen, im Freien lebenden Kulturen, machen.

Von den braunen, letztgeborenen Weibchen der 4. Generation,

die am 6. Juni geboren wurden, haben sich nur 2 vollkommen ausgebildet. Als sie die volle Größe erreicht hatten, waren sie nur $^2/_3$ so groß wie normale Weibchen. Das erste hat ein Junges am 28. Juni geboren und starb dann. Das zweite gebar eines erst am 2. Juli und dann noch eines am 6. Juli und starb am 28. Juli ab. Dieser Unterschied zwischen den erst- und letztgeborenen Tieren, den man bei den ersten Generationen nicht bemerkt, wird nur von der 4. und den weiteren Generationen an beträchtlich. Die beschriebenen Tiere lebten fast 6 Wochen lang und brachten trotzdem nur sehr wenige Junge hervor. Die Jungen, welche von solchen „Zwergweibchen" geboren wurden, starben sehr bald ab. Es waren aber ebenfalls parthenogenetische Tiere. Auch im Freien konnte ich solche „Zwergweibchen" finden. Von 7 Tieren der dunkelgrünen Varietät, die auch zu den letztgeborenen gehörten, entwickelten sich nur 3 vollkommen. 3 Wochen nach ihrer Geburt brachten sie einige Junge hervor und gingen ebenfalls bald alle zugrunde. Eine ähnliche Erscheinung hat Morgan (1909) bei *Phylloxera fallax* beobachtet: die letztgeborenen Weibchen der 2. Generation sind bei dieser Art auch sehr klein („Zwergweibchen") und gehen meistens zugrunde.

Bei meinen im Vorstehenden beschriebenen Versuchen kamen die Geflügelten regelmäßig in einer bestimmten Prozentzahl vor (Tab. 8). Wie oben erwähnt, kommen in der 2. Generation bei einigen Fundatrices 100 %, bei den anderen nur 10 % Geflügelte vor, doch was die Ursache eines so großen Unterschiedes ist, bleibt unbekannt. Alle anderen Generationen, von der 3. bis zur 8., hatten 5—7 % Geflügelte, und bei der Verminderung der Zahl der Geborenen wird auch die Zahl der Geflügelten entsprechend kleiner.

Zur weiteren Untersuchung wurden eine Zeitlang die im Freien lebenden Tiere verwendet, unter denen die grünen besonders zahlreich vertreten waren. Die Rosenstöcke waren frisch und hatten junge Triebe, die den Tieren sehr gute Nahrung boten (im Freien blieben die Tiere überhaupt nur an Pflanzen leben, die ganz frische und reichliche Nahrung gaben). Damit die Beobachtungen möglichst exakt ausfielen, wurden die Rosenzweige numeriert und mit Gaze umwickelt, obgleich letzteres auf die Länge der Zeit sehr unbequem war; einige Tiere wurden auf einzelnen Pflanzen unter einem Glasdache isoliert. Den ganzen August hindurch war das Wetter warm und sonnig und die Tagestemperatur nahezu optimal. Anfang August beobachtete ich, wie einige Tiere eine neue Generation hervorbrachten.

Tab. 8.

Zahl der Geflügelten in einigen Generationen.

Generationsnummer	Temperatur	Gesamtzahl der Tiere	Zahl der Geflügelten	Prozentzahl
4. Generation (Zimmer)	22–24	46 47 27 24	3 2 1 1	4–6
4. Generation (Kälte)	22–24	40 36	2 2	5
4. Generation (Wärme)	28–30	19 16 14	1 1 1	5–7
5. Generation (Zimmer)	16–20	19 24 21	1 1 1	4–5
5. Generation (Kälte)	15	17	1	6
6. Generation (Zimmer)	15–20	21 16	1 1	5–6
6. Generation (Warmhaus)	18–25	19 20 21 22	1 1 1 1	5

Tab. 9.

Beobachtungen im Freien über die Geburt einer Generation, die als 8. angenommen war.

Tage der Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀	6. ♀
1. August	7	4	4	4	4	—
2. „	13	8	9	8	9	4
3. „	19	14	15	14	15	10
4. „	23	20	21	20	20	15
5. „	26	—	—	—	—	—

Nach den früheren Beobachtungen entwickelten sich die Tiere dieser Kultur in annähernd gleicher Weise wie die im Zimmer, woraus ich annehmen zu sollen glaubte, daß sie Angehörige der 8. Generation

waren (Tab. 9). Die maximale Zahl der Neugeborenen war 26, und es wurden im Durchschnitt täglich 5 Tiere geboren. Die Entwicklungszeit der Jungen dauerte bei optimaler Temperatur 14 Tage, und am 15. August wurden wieder einige Tiere isoliert. Sie brachten neue Junge hervor, die, wenn die vorige Annahme richtig war, der 9. Generation angehören mußten. In dieser Generation war die maximale Zahl der Neugeborenen 26 (Tab. 10).

Anfang September fiel die Tagestemperatur auf 15—16° C. Die Jungen (9. Generation) wurde zu geflügelten Nymphen, und am 12. September waren die ersten geflügelten Weibchen ausgebildet. Die Entwicklung der 9. Generation dauerte im ganzen ungefähr 4 Wochen.

Tab. 10.

Beobachtungen im Freien über die Geburten der von den Weibchen 1 u. 2 der Tab. 9 stammenden Jungen (9. Generation).

Tage der Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀	6. ♀
15. August	5	5	—	—	—	—
16. „	11	10	6	6	—	—
17. „	17	16	12	12	6	5
18. „	—	—	18	19	13	13
19. „	—	—	22	26	21	—
20. „	—	—	25	—	—	—

Tab. 11.

Die Geburt der geschlechtlichen Nachkommenschaft der geflügelten ♀♀, welche von Weibchen 1 u. 3 (Tab. 10) stammten.

Tage aller Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀	6. ♀
12. September	3	—	—	—	—	—
13. „	5	—	—	—	—	—
14. „	8	4	—	—	—	—
15. „	—	7	—	—	—	—
16. „	—	10	—	—	—	—
17. „	—	—	—	—	—	3
18. „	—	—	—	—	—	7
19. „	—	—	4	3	4	10
20. „	—	—	7	5	6	—
21. „	—	—	10	8	10	—
22. „	—	—	12	—	—	—

Diese Weibchen setzten sich auf die untere Seite der Blätter und legten sofort Junge ab (Tab. 11): täglich 2—3, die geflügelten Weibchen im Maximum 10—12 Junge. Nachdem diese etwas größer geworden waren, konnte ich feststellen, daß die neugeborenen Tiere die geschlechtliche Generation darstellten. Die Tagestemperatur vom 10.—18. September schwankte zwischen 14—16° C.

Die geschlechtlichen Larven der grünen Varietät weichen ganz bedeutend von den parthenogenetischen ab: sie besitzen ein breites, spitzes Abdomen, sind etwas flach und von weißlich-grüner Farbe, auch sind sie kleiner als die parthenogenetischen.

Eine zweite Gruppe von Tieren, die ich eine Zeitlang im Freien beobachtete, lebte auf Pflanzen, die sich an einem kühlen Orte befanden. Die Temperatur stand dort etwas niedriger, und alle Lebenserscheinungen mußten sich darum verspäten. Diese Tiere gehörten der braunen Varietät an. Ende August habe ich einige gebärende

Tab. 12.

Beobachtungen im Freien über die Geburt einer braunen Generation, die als 8. angenommen war.

Tage der Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀
25. August	6	5		—
26. „	13	12	5	—
27. „	18	17	11	—
28. „	—	—	16	—
29. „	—	—	22	7
30. „	—	—	—	16
31. „	—	—	—	21

Tab. 13.

Beobachtungen im Freien über die Geburt der 9. Generation, von Weibchen 1 u. 2 (Tab. 12).

Tage der Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀
16. September	4	5	—	—	—
17. „	8	10	—	—	7
18. „	13	14	5	5	12
19. „	—	19	9	10	18
20. „	—	—	15	13	21
21. „	—	—	20	16	24

Tiere beobachtet (Tab. 12). Die neugeborenen Tiere hielt ich, wie im vorigen Falle, für Angehörige der 8. Generation. Wie die Tabelle zeigt, kann man in dem Gange der Geburten keine bedeutenden Unterschiede mit den vorherigen Beobachtungen bemerken. Am 16. September begannen diese unterdessen erwachsenen Weibchen, deren Entwicklung wegen der herabgesetzten Temperatur 3 Wochen dauerte, Junge hervorzubringen (Tab. 13). Die in der Tabelle angegebenen Zahlen geben nichts Neues und sind denen für die grüne Varietät erhaltenen fast gleich.

Die Nachkommenschaft vom Weibchen No. 3 und No. 4 (vgl. Tab. 13) wurde am 22. September in einen warmen Raum gebracht, wo die Tagestemperatur zwischen 15—20° C schwankte. Von den 36 Tieren haben sich nur 12 zu vollkommener Größe entwickelt, und zwar in etwa 16 Tagen. Am 4. Oktober wurden 6 von diesen Tieren geflügelt, am 5. und 6. Oktober je noch 3. Diese geflügelten Weibchen fingen dann sofort an, Junge abzusetzen. Ich konnte bald feststellen, daß alle Neugeborenen geschlechtliche Weibchen waren. Die erwachsenen geschlechtlichen Weibchen der braunen Varietät sind in Farbe und Größe den parthenogenetischen ziemlich ähnlich, nur besitzen sie einen fast gleichmäßig breiten Körper, während das Abdomen der parthenogenetischen sich nach hinten und ebenso nach vorn stärker verjüngt. Die Männchen sind äußerlich den geflügelten parthenogenetischen Weibchen sehr ähnlich. Die von mir beobachteten Fälle der Begattung dauerten $^1/_4$ Stunde. Die Weibchen im Wärmehaus kamen nicht zur Eiablage, sondern starben infolge von Nahrungsmangel und anderen unbestimmten Ursachen nach und nach alle ab.

Anfang Oktober befanden sich im Freien nur sehr wenige ungeflügelte, parthenogenetische Tiere. Um ihr weiteres Schicksal festzustellen und ihre Nachkommenschaft zu verfolgen, brachte ich solche Weibchen auf Topfrosen ins Wärmehaus. Dadurch konnte ich mich in den meisten Fällen davon überzeugen, daß diese Weibchen entweder selbst sexupar waren oder Sexupare hervorbrachten. Eines von diesen Weibchen wurde Anfang Oktober ins Wärmehaus gebracht und gebar einige Junge, von denen nur 3 zu voller Größe bis Ende Oktober heranwuchsen. Alle 3 waren ungeflügelte, parthenogenetische Tiere. Ihre Entwicklung dauerte 3 Wochen, und vom 20. bis zum 31. Oktober brachten alle drei 20 Junge hervor. Ende November wurden die neugeborenen Tiere zu Geflügelten, und am 1. Dezember brachte eines von ihnen 4 Junge

hervor, die sich am 9. Dezember zu geflügelten Männchen entwickelten. Diese Beobachtungen bestätigen also, daß, wie es schon früher bekannt war, die sexupare Generation aus geflügelten Weibchen besteht und daß die Männchen und Weibchen von verschiedenen Müttern geboren werden.

Zum Schlusse möchte ich noch die allgemeinen Ergebnisse der Beobachtung über die Fortpflanzung der Tiere im Freien zusammenstellen. Man konnte erwarten, daß die Quantität der Tiere von der 1. Generation ab mit jeder weiteren sich immer vergrößern würde. Die Erfahrung zeigt aber, daß die Tiere nur in den Zeiten, welche ihnen die besten Bedingungen liefern, in großer Zahl vorkommen. Diese Zeiten sind Frühjahr und Herbstanfang, wenn die Pflanzen frische Triebe bekommen und die Temperatur günstig ist. Die hohe Temperatur des Sommers wird für die Tiere schädlich, wenn sie über das Optimum hinausgeht (über 24° C). Sie führt nicht selten zu einem Depressionszustand, und bei lang andauernder Wirkung gehen die Tiere zugrunde, ähnlich wie es bei den Wärmeversuchen geschieht. Die herabgesetzte Temperatur hemmt die Entwicklung, ist aber nicht direkt schädlich.

Die ganze Fortpflanzungszeit der Art *Siphonophora rosae* kann man in drei Perioden teilen: 1. Mitte April bis Mitte Juni. Das ist die günstigste Zeit, in welcher sich die Tiere am besten vermehren und in der größten Zahl vorkommen. 2. Von Mitte Juni bis Mitte August. Diese Zeit ist sehr ungünstig, da die Pflanzen holzig werden und etwas austrocknen. In Freiburg konnte ich beobachten, wie in dieser Zeit ganze, große Kolonien auf fast 100 Rosenstöcken zugrunde gingen. Wegen der großen Hitze des Sommers 1911 fand man auf Pflanzen, die sonst voll von Tieren waren, gar keine mehr. Wie man aus dem weiteren (Wärmeversuche) sehen kann, wirkte nicht nur die schlechte Ernährung, sondern auch die hohe Temperatur unmittelbar vernichtend auf die Tiere. 3. Die dritte Periode beginnt Anfang oder Mitte August, wenn die Temperatur etwas fällt, sich der optimalen daher wieder nähert und die Pflanzen neue Triebe bekommen. In dieser Zeit vermehren sich die Tiere intensiver, aber bei weitem nicht so gut wie im Frühjahr. Anfang und Mitte September werden auch die ersten geschlechtlichen Tiere zahlreich geboren. Im Jahre 1910 hat das Wetter sich Ende September sehr stark verändert, und es trat frühzeitig Kälte ein, wodurch die Entwicklung gehemmt wurde. Sehr viele gingen dabei zugrunde, und Ende Oktober fand ich auf den Ästchen

einiger Pflanzen im ganzen etwa 20—30 Eier abgelegt, auf anderen Sträuchern weniger und auf noch anderen, wo vordem die Tiere sehr zahlreich waren, gar keine.

3. Kälteversuche.

Für die Kälteversuche wurden die vor der letzten Häutung stehenden Weibchen der 3. Generation aus den Zimmerkulturen verwendet. In der Kälte begann die Geburt der 4. Generation am 2. Juni. In der Tabelle 3 sind die Zimmer- und Kältegeburten der 4. Generation nebeneinander gestellt, damit der Einfluß der Kälte klarer zum Vorschein kommt. Aus dem Vergleich der Zimmerversuche mit denen in der Kälte ergeben sich gleich in sehr auffallender Weise die Resultate der Kältewirkung. Im Zimmer wurden nämlich durchschnittlich 9 Junge pro Tag geboren, in der Kälte 5, also nur annähernd die Hälfte. Dementsprechend dauerte auch die Fortpflanzungsperiode der Weibchen viel länger. Die in der Kälte geborene 4. Generation entwickelte sich langsamer als die entsprechende Zimmerkultur, und erst am 16. Juni wurden die Jungen der 5. Generation geboren (Tab. 14). Die Pflanzen, auf denen die Tiere saßen, waren noch frisch genug, und die Hemmung der Entwicklung muß also ausnahmslos der herabgesetzten Temperatur zugeschrieben werden. Die Bewegungen der Tiere wurden langsam, sie blieben ruhig an einem Platz längere Zeit sitzen. Tabelle 14 zeigt den Gang der Geburt der 5. Generation bei drei Weibchen. Hier sind auch dieselben Folgen der Kältewirkung zu beobachten wie vorher:

Tab. 14.

Geburt der 5. Generation (Kältekultur).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀	2. ♀	3. ♀
16. Juni	15	1	2	6
17. „	15	7	3	—
18. „	15	9	—	—
19. „	16	—	5	8
20. „	16	—	—	—
21. „	16	—	—	—
22. „	16	—	11	10
23. „	16	—	16	—
24. „	16	—	—	—
25. „	16	—	17	—

Verlangsamung der Geburten, Verkleinerung der Zahl der Geborenen usw.

Im weiteren stand die Temperatur auf 15—16°. Die Entwicklung der 5. Generation dauerte 22 Tage, also doppelt so lange wie im Zimmer. Die ersten Tiere der 6. Generation wurden erst am 7. Juli geboren (Tab. 15). Mitte Juni waren einige Tiere an einer mir unbekannten Krankheit gestorben: sie wurden schwarz, fielen aber nicht von den Ästen, sondern blieben fest sitzen. Die 6. Generation kam auch nicht zu voller Größe, und Anfang August waren die letzten ganz erwachsenen Tiere abgestorben.

Tab. 15.

Geburt der 6. Generation (Kältekultur).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀
7. Juli	14	1	—	—	—
8. „	14	3	—	—	—
9. „	14	—	—	—	—
10. „	15	—	5	—	—
11. „	15	—	7	2	—
12. „	16	4	12	4	1
13. „	16	—	—	—	3

Die Geflügelten zeigen sich in derselben Prozentzahl wie auch bei normaler Temperatur (Tab. 8). Als Folgen der Kältewirkung beobachten wir also: 1. nicht alle Eier kommen zur Entwicklung; 2. die Entwicklung der Jungen wird schon im Leibe der Mutter gehemmt, und die Jungen erscheinen später als bei normalen Bedingungen; 3. die Geburten treten infolge von Hemmung in den Lebensprozessen der Mutter später nacheinander auf; 4. die Entwicklungszeit vergrößert sich proportional zu der Dauer der Einwirkung: die 4. Generation entwickelte sich 1,5 mal länger in der Kälte als im Zimmer, die 5. doppelt so lange, und die 6. brauchte fast 4 Wochen, kam aber überhaupt nicht mehr zur weiteren Geburt; 5. die herabgesetzte Temperatur wirkt nur hemmend, ruft aber keine Änderungen in der Fortpflanzungsart hervor.

Meine Kultur befand sich 2 Monate lang unter der Wirkung einer Temperatur von 15—16° und blieb parthenogenetisch. Irgendwelche andere Folgen der Kältewirkung wurden nicht beobachtet.

Soweit ich mich überzeugt habe, gehen die Tiere bei dauerndem Frost zugrunde. Die Überwinterung im Freien scheint für diese Varietäten kaum möglich zu sein.

4. Wirkung der Wärme.

Wärmeversuche wurden Ende Mai mit braunen Weibchen der 3. Zimmergeneration angestellt. Die Tabelle 16 zeigt den Gang der Geburten. Die Weibchen gebaren täglich viel weniger Junge als im Zimmer (Durchschnitt 3,5) und ebenso auch während ihres gesamten Lebens.

Tab. 16.

Geburt der 4. Generation (Wärmekultur).

Tage der Geburten	Temperatur	1. ♀	2. ♀	3. ♀
2. Juni	30	2	—	—
3. „	30	4	—	—
4. „	30	9	—	—
5. „	29	12	—	—
6. „	29	16	—	—
7. „	29	19	4	3
8. „	30	—	7	5
9. „	30	—	12	10
10. „	28	—	16	14

Die Versuche konnten leider nicht dauernd durchgeführt werden, da es sich bald zeigte, daß die Pflanzen die unnatürlichen Bedingungen, unter welchen sie sich befanden, nicht ertrugen und leicht zugrunde gingen. Um die Tiere am Leben zu erhalten, mußte ich die Pflanzen sehr oft wechseln. Die Versuche dauerten nur 15 Tage. Die Tiere der 4. Generation sind zur Geburt der 5. nicht gekommen und alle abgestorben. Es hat sich gezeigt, daß die hohe Temperatur auf die Tiere schädlich wirkt. Die Geburt geht von Anfang an normal, und die neugeborenen Larven sind viel kleiner als die normalen, was auf eine zu frühe Geburt hinweist. Alle Lebenserscheinungen werden gehemmt und die Tiere in einen Depressionszustand versetzt, in dem sie sich eine Zeitlang befinden und dann zugrunde gehen. Die Geflügelten erschienen in derselben Prozentzahl wie bei den normalen Versuchen (Tab. 8).

5. Wirkung der Nahrung und Feuchtigkeit.

Die Tiere sind sehr empfindlich in bezug auf die Nahrung, denn sie ernähren sich nur von ganz frischen und saftigen Trieben, selten von Blättern. Eine Ausnahme machen nur die letzten geflügelten sexuparen Weibchen, die sich gewöhnlich auf die untere Seite der Blätter setzen. Hungernde Tiere gehen nach 2 Tagen zugrunde, wobei sie am 2. Tage nur noch wenig beweglich sind. Auf abgeschnittenen Ästen leben die Tiere eine Woche oder höchstens 10 Tage lang. Die Wirkung der mangelhaften Nahrung beeinflußt natürlich auch ihre Nachkommenschaft, daher sind die neugeborenen Tiere schwach und bleiben nicht lange am Leben. Bei langsamem Austrocknen der Pflanze wirkt der Nahrungsmangel nicht plötzlich, sondern nach und nach, im Laufe einiger Generationen. Durch den Vergleich der Tabelle 5, wo die Tiere auf mageren Zimmerpflanzen sich befanden, und der Tabelle 6, welche die im Wärmehaus auf frischen Pflanzen ausgeführten Versuche darstellt, kann man den Einfluß des Nahrungsmangels erkennen.

Bei einer Temperatur von 20—24° C entwickeln sich die Tiere gleichmäßig schnell, unabhängig davon, ob sie bessere oder etwas schlechtere Nahrung zur Verfügung haben. Die Folgen des Nahrungsmangels zeigen sich darin, daß die gebärenden Mütter frühzeitig absterben, wodurch die Zahl der Neugeborenen bedeutend verkleinert wird. Bei der herabgesetzten Temperatur wird auch das Nahrungsbedürfnis der Tiere kleiner, daher können sie den Nahrungsmangel viel leichter ertragen. Im allgemeinen können hungernde Tiere, wenn sie auf frische Pflanzen gebracht werden, sich leicht erholen. Wenn aber der Nahrungsmangel eine gewisse Grenze überschreitet, so tritt plötzlich ein vollkommener Stillstand im Leben des Tieres ein, und bald darauf folgt der Tod.

Versuche, die gemacht wurden, Tiere auf anderen Pflanzen zu kultivieren, gaben mir negative Resultate. Z. B. auf dem Epheu, der sich längere Zeit im Zimmer frisch erhalten läßt, lebten die Tiere eine Woche lang. Eines hat sogar ein paar Junge geboren. Im weiteren gingen sie jedoch alle zugrunde. MORGAN behauptet, es sei ihm leicht gelungen, die Tiere mit Erfolg auf anderen Pflanzen zu kultivieren, aber wahrscheinlich waren seine Versuche keine lang dauernden, denn sonst müßten wir auch in der Natur dasselbe finden, was aber nicht vorzukommen scheint.

Ein ziemlich wichtiger Faktor ist die Feuchtigkeit. Trockene

Luft ertragen die Tiere schlecht und sterben leicht ab. Am besten entwickeln sie sich in feuchter Luft. Wenn der Grad der Feuchtigkeit zu groß ist, so verändert dieses offenbar die Größe der Tiere, denn Tiere meiner Kulturen, die sich im Kälteschranke entwickelten, wurden nach 2 Wochen 1,5 mal so groß wie die, welche im Zimmer mit trockner Luft blieben. Diese Erscheinung ist ausschließlich der Wirkung der Feuchtigkeit zuzuschreiben, aber nicht der Kälte, da bei trockner Luft und herabgesetzter Temperatur des Herbstes die Größe der Tiere sich nicht veränderte. Auch die in der feuchten Luft des Waldes lebenden Tiere sind größer als die in den Gärten lebenden.

B. Varietät *glauca*.

Die hellgrüne Varietät, welche in der Monographie von Buckton unter dem Namen *glauca* beschrieben ist, kommt sehr häufig auf der Rose mit den beiden anderen zusammen vor. Die Größe der Tiere ist sehr variabel: bei günstigen Bedingungen sind sie 2 bis 3 mm, sonst aber 1—2 mm lang. Ihre Farbe ist hellgrün und der Farbe der Unterseite des Blattes fast gleich. Im Larvenzustand kann man diese Tiere nach ihrer Farbe und Größe nur schwer von den dunkelgrünen unterscheiden. Bei den erwachsenen Tieren der beiden Varietäten bemerkt man aber den Unterschied leichter, da die Farbe der einen Varietät bedeutend heller als die der anderen ist; ferner bleiben bei der Varietät *glauca* die Beine und die Saftröhren durchsichtig, bei den dunkelgrünen dagegen werden diese Körperteile schwarz. Besonders ähneln einander die geflügelten Tiere der beiden Varietäten, wo die Farbenunterschiede viel schwerer zu bemerken sind.

Dauernde und exakte Versuche über diese Tiere waren schwierig, denn erstens sind dieselben wegen ihrer Farbe und geringen Größe sehr unbequem zu beobachten und zu zählen, zweitens gelang es kaum sie zu isolieren, da fast auf jeder Pflanze kleine Larven vorkommen, die man zuerst, auch bei sehr aufmerksamer Untersuchung, nicht bemerkt, die später aber plötzlich zum Vorschein kommen und so natürlich die Untersuchung stören. Ich hielt solche Untersuchungen auch nicht für sehr wichtig, da diese Art in ihrer Lebensweise der anderen, von mir genau untersuchten Art *Aphis hederae* sehr ähnlich zu sein scheint. Darum machte ich über die hellgrüne Varietät nur allgemeine Beobachtungen.

Im Frühjahr sind die Tiere im Freien sehr zahlreich und groß, und

es kommen auch viele Geflügelte vor. Im Laufe des Sommers, bei schlechter Nahrung, reduziert sich ihre Zahl ganz bedeutend, während sie sich im Herbst wieder vermehren und dabei zahlreiche Geflügelte erzeugen. Soweit ich sie in dieser Zeit untersuchte, fand ich keine geschlechtlichen Tiere zwischen ihnen. Bis zum Eintritt des Frostes erscheinen nur die parthenogenetischen Tiere. Den ganzen Winter 1910—1911 vermehrten sich die Tiere im Wärmehaus auf den Topfrosen parthenogenetisch. Im November zeigten sich viele Geflügelte und wurden den ganzen Winter hindurch immer weiter erzeugt; auch im Sommer 1911 vermehrten sich die Tiere im Wärmehause immer weiter parthenogenetisch. Also dauerte die parthenogenetische Fortpflanzung über ein Jahr lang.

Im Februar 1911 fand ich auf einem Blatt der Topfrose aus meinen Kulturen im Wärmehause ein Aphidenei. Leider konnte die Beobachtung über das weitere Schicksal dieses Eies nicht fortgesetzt werden, da das Blatt vertrocknete und abfiel. Doch zeigte es sich, daß das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere bei dieser Varietät nicht ausgeschlossen ist. Es wäre auch nicht unmöglich, daß ich die wenigen geschlechtlichen Tiere, die vielleicht vorhanden waren, zwischen den zahlreichen parthenogenetischen übersehen konnte. Trotz ihrer zarten Natur sind die Tiere sehr widerstandsfähig und können unter Bedingungen sich fortpflanzen, die für andere Varietäten verderblich sind.

Bei den Wärmeversuchen, wo die braunen und grünen Tiere in einen Depressionszustand gerieten und zugrunde gingen, zeigte sich ganz plötzlich eine große Menge von hellgrünen, die sich sehr gut fortpflanzten; auch bei den Kälteversuchen im Juli kamen sie in ungeheurer Menge vor, also muß ihr Optimum in weiten Grenzen, zwischen 15—30° C, liegen. In bezug auf die Nahrung sind sie auch weniger empfindlich. Als Nahrungsquellen können ihnen nicht nur Triebe und Blätter, sondern auch der Saft der Rinde dienen. Aber wenn sie auf mageren Pflanzen eine längere Zeit leben, so zeigen sich doch einige Veränderungen. Die Tiere werden immer kleiner, bis sich ihre Länge auf 1 mm reduziert. Bei günstigen Bedingungen geht die Entwicklung sehr rasch, und in 10—15 Tagen werden die Tiere fortpflanzungsfähig, während bei ungünstigen Bedingungen die Entwicklung einen Monat und noch länger dauern kann. Dann sehen die Larven ganz weiß aus und sind den geschlechtlichen Larven der dunkelgrünen Varietät ähnlich, sie scheinen sehr lange in der Furche des Blattstieles sitzend die ungünstige

Periode überdauern und, sobald die Bedingungen günstig werden, auch heranwachsen und sich fortpflanzen zu können. Gegen starke Kälte, sogar Frost, scheinen sie wenig empfindlich zu sein. Da die Rosenstöcke in Gärten im Winter mit Stroh zum Schutz vor der Kälte bedeckt werden, so können hier die Tiere Schutz gegen die starken Fröste finden und auf diese Weise überwintern.

C. Besprechung der Resultate.

Bonnet hat die gesamte Zahl der Generationen bei *Siphonophora rosae* auf 10 bestimmt. Diese Zahl möchte auch ich auf Grund meiner Untersuchungen für die richtige halten. Dabei wird die 9. Generation die sexupare und die 10. die geschlechtliche sein. Es ist aber nicht unmöglich, daß es auch solche Reihen gibt, deren Zyklus aus mehr als 10 Generationen besteht, wie in dem von Duval angegebenen Falle, wo er 11 parthenogenetische Generationen bekam (Morgan, 1909).

Tab. 17.

Nummer der Generationen	Minimale Zeit der Entwicklung in Tagen	Maximale Zahl der Geborenen
1	10	77
2	10	62
3	10	47
4	11	35*
5	12	28
6	14	26
7	14	26*
8	15*	26*
9	16*	12
10	4 Wochen*	3—7 Eier

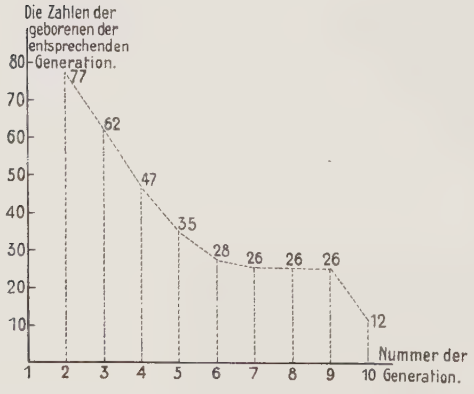
Die Tabelle ist zusammengestellt auf Grund der Beobachtungen, die teils im Zimmer, teils im Freien ausgeführt wurden. Die aus letzteren entnommenen Zahlen sind mit * bezeichnet.

Der Verlauf des Zyklus zeigt eine gewisse Regelmäßigkeit. Wenn man einerseits die minimale Zeit der Entwicklung jeder Generation betrachtet, so wird man sehen, daß sie immer mehr zunimmt, die Zahl der von einer Mutter geborenen wird dagegen in jeder neuen Generation geringer (Tab. 17). Leider stellen die Zahlen der

Tab. 17 u. 18 nicht die Resultate einer ununterbrochenen Beobachtung dar, sondern sind aus den Beobachtungen im Zimmer und im Freien zusammengesetzt.

Wenn die maximale Zahl der Jungen jeder Generation auf die Ordinatenachse der Tabelle gebracht wird und die entsprechende Nummer der Generation auf die Abscisse, so erhält man eine regelmäßige Kurve, wie es Tab. 18 zeigt. Irgendwelche äußeren Unterschiede zwischen Tieren verschiedener Generationen habe ich nicht bemerkt. Die Tiere der 8. Generation waren genau so groß wie die der 2., nur die Fundatrices etwas größer als die übrigen Tiere. Soweit meine Beobachtungen gingen, konnte ich feststellen, daß die Erstgebornen, und zwar von diesen nur die kräftigsten Weibchen, die auf frischen Pflanzen sitzen, in ihrer Nachkommenschaft zuerst die geschlechtliche Generation liefern. Die Letztgeborenen, wie schon erwähnt, gehen zum Teil zugrunde; die am Leben bleibenden Weibchen aber kommen wahrscheinlich bedeutend später zur geschlechtlichen Vermehrung als die Erstgeborenen.

Tab. 18.



In seinem Zeitverlauf kann der Zyklus folgendermaßen dargestellt werden. Die Fundatrices bringen ihre Jungen innerhalb einer Woche hervor. Die erstgeborenen Jungen wachsen früher heran und pflanzen sich auch früher fort als die letztgeborenen. Wenn wir die Stammreihe, die sich aus den zuerst geborenen und den natürlich sich zuerst fortpflanzenden Tieren zusammensetzt, verfolgen, so kommen wir schon nach Ablauf von etwa 110—120 Tagen unter optimalen Bedingungen zur 10. Generation. Wenn wir aber die Stammreihe verfolgen, die sich aus den letztgeborenen Tieren jeder Generation (abgesehen von den Zwergweibchen) zusammensetzt, so kommen wir erst nach Verlauf von etwa 140—160 Tagen zu der geschlechtlichen Generation. Also bei denselben Temperatur- und Nahrungsbedingungen können die geschlechtlichen Tiere nach ganz verschiedenen

Zeiträumen erscheinen. Dadurch erklärt es sich, warum auf einer und derselben Pflanze einige Geschlechtstiere schon im September, andere dagegen viel später auftreten. Die Fundatrices schlüpfen auch zu ganz verschiedenen Zeiten aus den Eiern. Die Stammreihe der spät auschlüpfenden Fundatrices muß auch später zur geschlechtlichen Generation kommen. Auf solche Weise kann auch das späte Vorkommen (November) der parthenogenetischen Weibchen erklärt werden, das z. B. von Buckton und einigen anderen Forschern bemerkt wurde. Buckton beobachtete solche Weibchen (braune Varietät) im November 1871 und betrachtete diese Tatsache als einen Gegenbeweis für die von Kyber aufgestellte Hypothese der äußeren Wirkung auf das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere. Meine Versuche zeigten, daß die äußeren Faktoren, wie Temperatur und Nahrung, die Fortpflanzungsweise nicht ändern. Die Geschlechtstiere können wie unter ungünstigen, so auch unter optimalen Nahrungs- und Temperaturbedingungen vorkommen.

Der Vergleich der zwei Varietäten, der dunkel- und hellgrünen, zeigt, daß dieselben manchmal (Larven und Geflügelte) eine hervorragende Ähnlichkeit aufweisen. Diese Ähnlichkeit erlaubt es, den Kyber'schen Versuchen eine andere Erklärung als seine eigene zu geben.

Es ist wahrscheinlich, daß die 4 Jahre langen Zimmerbeobachtungen von Kyber nicht an der braunen oder dunkelgrünen, sondern an der hellgrünen Varietät gemacht wurden. Die beiden ersten Varietäten pflanzen sich auf Topfrosen sehr schlecht fort, und es scheint kaum möglich, daß es ihm gelingen konnte, sie eine so lange Zeit hindurch zu züchten. Dagegen pflanzt sich die hellgrüne Varietät auch bei ungenügender Ernährung sehr gut fort. Bei der hellgrünen Varietät kommen wahrscheinlich die geschlechtlichen Tiere nur im Laufe großer Zeitperioden und in kleiner Zahl vor. Wegen ihrer Ähnlichkeit ist es möglich, daß verschiedene Forscher die dunkelgrüne und die hellgrüne Varietät als ein und dieselbe ansahen. Während sie im Freien die dunkelgrüne Varietät geschlechtliche Tiere gebären sahen, pflanzten sich auf ihren Zimmerrosen die hellgrünen Tiere parthenogenetisch fort. Daß eine solche Täuschung möglich war, sieht man daraus, daß Koch in seiner Monographie über Blattläuse nur eine Art der Rosenblattlaus beschreibt, und zwar eine grüne. Demselben Irrtum verfällt nicht nur Kyber, sondern auch sein späterer Gegner Kessler, der sehr wahrscheinlich auch nur

mit der hellgrünen Varietät zu tun hatte. Als Versuchstier diente ihm ein geflügeltes Weibchen, das Anfang April gefunden wurde. Da die Fundatrices ungeflügelt sind, so mußte dieses Weibchen also mindestens der 2. Generation angehören. So früh kommen aber die Tiere von *Siphonophora rosae* (braune und dunkelgrüne) nicht vor. Zweitens sind die Entwicklungszeiten bei den Tieren der verschieschiedenen Generationen, die Kessler angibt, sehr variabel und zeigen die von mir beobachtete Gesetzmäßigkeit nicht. Drittens bekam er im ganzen 15 Generationen, was auch für die zwei ersten Varietäten nicht zutreffen würde. Die letzte Generation war bei ihm abgestorben, und darum konnte er es nur als eine Vermutung aussprechen, daß es eine geschlechtliche Generation wäre. Ein zweiter Versuch wurde mit einem Tiere, das im Dezember gefunden war, ausgeführt. Bis Ende März verfolgte Kessler 3 Generationen, von denen die 3. zufällig zugrunde ging. Die Bedeutung dieser Versuche bleibt aber unklar, da Kessler nicht genau beschreibt, mit welcher Varietät er arbeitete.

Auf Grund dieser Tatsachen kann man die hellgrüne Varietät (Varietät *glauca*, nach Buckton), da sie sich so bedeutend von den anderen in ihrer Fortpflanzungsweise unterscheidet, als eine besondere Art betrachten.

III. *Aphis hederae.*

1. Material und Technik der Untersuchung.

Untersuchungen über *Aphis hederae* wurden von Mitte Oktober 1910 an gemacht und mit einer individuenreichen Kolonie begonnen, welche ich auf einem Epheuast fand. Die Tiere waren von verschiedener Größe, von ganz erwachsenen gebärenden Müttern an bis zu kleinen Larven. Zwischen den Ungeflügelten waren auch einige Geflügelte vorhanden, und zwar betrug die Zahl der Geflügelten und deren Nymphen ca. 20 % der Gesamtzahl der erwachsenen Tiere. Bei genauer Untersuchung fand ich, daß die Kolonie ausschließlich aus parthenogenetischen Tieren bestand. Auch Mitte Oktober und Anfang November fand ich im Freien keine geschlechtlichen, sondern nur parthenogenetische Tiere. Im Winter (Dezember, Januar und Februar) konnte ich im Freien überhaupt das Vorkommen lebendiger Tiere nicht mehr feststellen; die abgestorbenen, welche ich fand, waren den parthenogenetischen gleich. Im Februar 1911 habe ich nur einmal ein Ei auf einem Epheuast beobachtet, das glänzend

schwarz, oval und 0,75 mm lang war. Im Zimmer ging es im Laufe eines Monats zugrunde, da der Ast austrocknete. Diese Erscheinungen weisen schon darauf hin, daß die geschlechtlichen Tiere dieser Art, wenn sie überhaupt existieren, nur selten vorkommen. Die Monographien über Blattläuse (Koch und Buckton) geben uns gar keine Auskunft über die geschlechtlichen Tiere dieser Art. Auch ist die Beschreibung der Art bei ihnen ziemlich verschieden, denn Koch z. B. beschreibt die Farbe der Tiere als schwarzgrün, Buckton als dunkelgrau; ich selbst möchte die Farbe der Tiere gleich nach der letzten Häutung als schwarzbraun bezeichnen. Die Nymphen der geflügelten Weibchen haben sehr deutliche Flügelanlagen, welche durch die hellere Haut durchscheinen. Am Abdomen tragen die Nymphen zwei Reihen weißer Flecken längs der Rückenseite.

Zur Fortpflanzung wurde jeweils ein erwachsenes Tier einzeln auf einen Epheuast gesetzt, den ich in einem Glas mit Wasser hielt. Als die einzelnen Tiere ihre Jungen geboren hatten, starben sie nach einigen Tagen ab, manchmal jedoch blieben sie noch längere Zeit auf dem Aste sitzen, aber ohne neue Junge zu gebären. Einige von den letzteren wurden im erwachsenen Zustand zur weiteren Vermehrung wieder einzeln auf frische Aste gesetzt. Es wurden folgende Versuche ausgeführt:

1. Zimmerversuche, welche von Mitte Oktober 1910 bis Ende Januar 1912 dauerten. Die Tagestemperatur im Zimmer stand von Mitte Oktober 1910 bis Anfang Juni 1911 meistens zwischen 16 und 20° C. Von Mitte Juni an stieg die Temperatur und betrug im Juli und August tagsüber oft 28—30°, stieg sogar manchmal noch höher. Wegen der zunehmenden Temperatur mußte ich mehrere von meinen Kolonien, wenn sie nicht absterben sollten, in die kühleren Kellerräume übertragen, wo die Temperatur von Mitte Juli bis Mitte September am Tage meist zwischen 20—25° C stand. Wegen der noch immer zu hohen Temperatur wurde ein anderer Teil der Kolonien in einen Kühlapparat gestellt. Von Mitte Juli bis Mitte September wurden die Versuche wieder im Zimmer ausgeführt, wo die Temperatur im Oktober und November etwa 15—20° C betrug. Aus Vorstehendem geht hervor, daß konstante Temperaturbedingungen bei den Zimmerkulturen nicht herrschten. Eine genaue Feststellung der Temperatur konnte auch von keinem beträchtlichen Wert für den Verlauf des Zyklus sein, so daß ich mich mit einmaliger Temperaturmessung am Tag begnügte. Aus dieser geht

aber hervor, daß die Zimmerkulturen im Sommer unter dem Einfluß einer durchschnittlich etwa 5—10° C höheren Temperatur als im Winter standen.

2. Kälteversuche wurden in den Kellerräumen des Instituts ausgeführt und dauerten vom Ende Oktober 1910 bis Ende März 1911. Die Temperatur stand hier tagsüber durchschnittlich zwischen 8—12° C.

3. Wärmeversuche wurden in einem großen Thermostaten ausgeführt, in welchem die Temperatur untertags fast unverändert zuerst bei 28°, später bei 26° C stand.

4. Exakte Hungerversuche konnten nicht ausgeführt werden. Zum Studium der Hungerwirkung ließ ich einzelne Epheuzweige, die im Wasser standen, allmählich austrocknen.

2. Zimmerversuche.

Wegen besserer Verteilung des Materials habe ich die Beschreibung der Zimmerversuche in drei Abschnitte getrennt: im Abschnitt a sind die allgemeinen Ergebnisse der Untersuchung über die Fortpflanzung besprochen, Abschnitt b enthält die speziellen Ergebnisse der Untersuchung über das Vorkommen der Geflügelten, und Abschnitt c behandelt die geschlechtlichen Tiere.

a) Die Fortpflanzung im Zimmer.

Meine Versuche wurden mit 4 Tieren angefangen. Andere Versuche waren zum Vergleich angestellt worden, wurden aber nicht weiter geführt.

Die ganze Nachkommenschaft von diesen 4 Tieren wurde in 4 Gruppen eingeteilt. Die Gruppen 1, 2 und 4 stammten von ungeflügelten Weibchen, Gruppe 3 dagegen von einem geflügelten.

Die nicht zur Fortführung der Stammreihe verwendeten Tiere der Kolonie wurden zuweilen als Reservekulturen zu weiteren Beobachtungen allgemeinen Charakters auf abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Epheuästen aufbewahrt, welche einen Monat lang ziemlich frisch blieben. Darum ermöglichten mir die Reservekulturen dauernde Massenbeobachtungen über 3—4, sogar 5 Generationen auszuführen. Aus den Reservekulturen wurden auch einige Male Tiere zur weiteren Fortführung der Stammreihe (bei sicherer Feststellung der Generationszahl) verwendet. Dieses geschah in den Fällen, wo die anderen Kulturen keine zur Fortpflanzung brauchbaren Tiere enthielten.

Die Resultate der Untersuchung sind auf zwei Arten von Tabellen dargestellt. Die eine Reihe von Tabellen gibt ein Bild der Genealogie jeder Gruppe (Anhang, Tab. 1, 2, 3). Die Beobachtungen an der Gruppe IV haben nichts Besonderes ergeben, so daß eine tabellarische Übersicht über sie nicht nötig war. In den genealogischen Tabellen bedeutet jeder ○ eine Nachkommenschaft, die aus ungeflügelten Tieren bestand und von einer ungeflügelten Mutter stammte. Jedes □ bedeutet eine gemischte Nachkommenschaft, die also aus ungeflügelten und geflügelten Tieren bestand und ebenfalls von einer ungeflügelten Mutter stammte. ◎ und ▣ sind dementsprechende Reservekulturen. Zur Fortpflanzung wurden außer dem Stammtiere der 3. Gruppe stets ungeflügelte verwendet. Die zuerst ausgewählten Tiere zählte ich als 1. Generation.

Die zweite Art von Tabellen (Anhang, Tab. 6) stellt genau den Gang der Entwicklung und der Geburten im Laufe der ersten 5 Monate bei der 1. Gruppe dar; auch die übrigen Gruppen wurden während der ersten 5 Monate genau studiert, wiesen aber keine besonderen Abweichungen auf. Jedes Glas mit Epheu trug eine Nummer, die der genealogischen Tabelle entsprach.

Von der 1., 3. und 4. Gruppe wurden die erstgeborenen Tiere genommen und zur Fortpflanzung gebracht, von der 2. umgekehrt die letztgeborenen. Auf diese Weise beobachtete ich 10 Generationen der 2. Gruppe vollständig, dann aber nahm ich auch nur die erstgeborenen, da sich keine bedeutenden Unterschiede in der Fortpflanzung gezeigt haben.

Als Beispiel möchte ich die im Anhang beigefügte Tabelle besprechen (Anhang Tab. 6).

Weibchen No. 1 hatte am 16. Oktober 5, am 17. Oktober 10, am 18. Oktober 17 und am 19. Oktober 19 Junge. Die an einem Tag geborenen Jungen werden wie gewöhnlich zu den vorher geborenen addiert, so daß die Differenz zwischen zwei Zahlen eine Tagesbrut darstellt (z. B. werden zwischen zwei Beobachtungen am 17. und am 18. Oktober 7 Junge geboren). Die erstgeborenen Tiere brauchen zu ihrem Wachstum 13 Tage. Am 28. Oktober begann das Weibchen No. 2 Junge der 3. Generation zu gebären, von welchen eines, das sich in 20 Tagen entwickelt hat, zur Fortpflanzung ausgewählt wurde und am 17. November zu gebären anfing. Von diesem Tiere No. 4 wurden 12 Junge geboren. 6 erstgeborene davon wurden am 1., 2. und 4. Dezember isoliert auf No. 5, 6, 7, 8, 9 und 10 und pflanzten sich weiter auf die beschriebene Weise fort usw.

Die Fortpflanzung der 1. und 2. Gruppe wurde 14 Monate (Mitte Oktober 1910 bis Ende Januar 1912), die der 3. Gruppe 12 Monate und die der 4. Gruppe 8 Monate lang (bis Anfang Juni 1911) beobachtet.

Während dieser Zeit lieferte die 1. Gruppe 30 parthenogenetische Generationen, die 2. 25, die 3. 19 und die 4. Gruppe 14. Der Einfachheit halber nahm ich, wie erwähnt, alle Anfangstiere meiner Gruppen als Angehörige der 1. Generation an, wenn es auch wahrscheinlich Angehörige ganz verschiedener Generationen waren.

3 Monate lang, von Ende Oktober bis Anfang Januar, habe ich in meinen Kolonien keine geflügelten Tiere gefunden. Erst Ende Januar 1911 wurden in einigen Reservekulturen die ersten Nymphen der Geflügelten bemerkt, und später wurden sie auch zwischen der Nachkommenschaft mancher einzelnen Weibchen gefunden. Die Geflügelten erscheinen in allen Kulturen ziemlich gleichzeitig, aber in verschiedenen Generationen, und dabei in der 2. und 3. Gruppe 2 Wochen früher als in der 1. und 4. Sie zeigen sich folgendermaßen:

1.	Gruppe	in	der	8.	Generation	—	Ende Januar
2.	„	„	„	6.	„	—	Mitte „
3.	„	„	„	6.	„	—	„ „
4.	„	„	„	7.	„	—	Ende „

Die Fortpflanzung im Laufe der ersten 8 Monate (Mitte Oktober bis Mitte Juni) ging unter ziemlich normalen Bedingungen vor sich. Dabei konnte ich einige Regeln feststellen, die für ungeflügelte sowie auch für geflügelte Tiere gleiche Geltung haben.

1. Die Zahl der Neugeborenen bei einzelnen Tieren einer Generation sowie auch bei verschiedenen Generationen war verschieden, doch gab es dabei einen gewissen Grenzwert, der nicht überschritten wurde. Dieser Grenzwert oder die maximale Nachkommenzahl betrug gewöhnlich 22—26 Tiere. Es wurden aber auch Fälle beobachtet, wo 30 Junge hervorgebracht wurden.

2. Man findet auch keine auffallenden, zahlenmäßigen Unterschiede zwischen der Nachkommenschaft der erstgebornen und der letztgebornen Tiere, was man aus den Anhangstabellen (Tab. 6) entnehmen kann.

3. Die Entwicklungszeit der von einer Mutter gebornen Tiere ist für alle ungefähr gleich, die später gebornen fangen auch dementsprechend später an zu gebären (s. ebenfalls Anhang, Tab. 6).

4. Die Entwicklungszeiten von verschiedenen Generationen

waren verschieden. Meistens dauerte die Entwicklung 2—3 Wochen, im Frühjahr wurden aber auch Fälle beobachtet, wo sie nur 8 Tage dauerte (Tab. 19).

Tab. 19.

Tage der Geburt bei einigen Tieren jeder Gruppe und Dauer der Entwicklung verschiedener Generationen.

Nummer der Generation	1. Gruppe Tage der Geburt	Dauer der Entwicklung	2. Gruppe Tage der Geburt	Dauer der Entwicklung	3. Gruppe Tage der Geburt	Dauer der Entwicklung	4. Gruppe Tage der Geburt	Dauer der Entwicklung
2	16. Oktober	12	19. Oktober	10	22. Oktober	12	22. Oktober	13
3	28. „	20	30. „	20	3. November	26	4. November	17
4	17. November	16	25. November	22	29. „	20	21. „	15
5	3. Dezember	21	20. Dezember	27	19. Dezember	26	7. Dezember	28
6	24. „	17	16. Januar	10	14. Januar	16	4. Januar	20
7	10. Januar	14	1. Februar	16	9. Februar	13	24. „	21
8	24. „	18	20. „	10	22. „	14	14. Februar	7
9	11. Februar	14	5. März	14	8. März	14	21. „	17
10	25. „	13	22. „	18	22. „	19	10. März	12
11	25. März	15	10. April	15	10. April	14	22. „	19
12	8. April	16	25. „	14	24. „	9	10. April	15
13	24. „	17	11. Mai	14	3. Mai	15	28. „	8
14	11. Mai	8	25. „	18	18. „	14	3. Mai	—
15	19. „	11	12. Juni	10	1. Juni	11	—	—
16	30. „	13	22. „	23	12. „	10	—	—
17	12. Juni	10	15. Juli	20	22. „	39	—	—
18	22. „	16	5. August	31	1. August	35	—	—
19	6. Juli	14	5. September	19	5. September	—	—	—
20	20. „	12	24. „	21	—	—	—	—
21	1. August	24	15. Oktober	28	—	—	—	—
22	25. „	21	7. November	17	—	—	—	—
23	15. September	20	24. „	22	—	—	—	—
24	5. Oktober	21	16. Dezember	22	—	—	—	—
25	25. „	20	7. Januar	—	—	—	—	—
26	15. November	21	—	—	—	—	—	—
27	10. Dezember	25	—	—	—	—	—	—
28	2. Januar	23	—	—	—	—	—	—
29	19. „	17	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	—	—	—	—	—

5. Die Zahl der Neugebornen pro Tag weist große Schwankungen auf. Im Durchschnitt sind es 1—2 täglich, es können aber auch 5—7 Junge geboren werden. Auch hier kann keine Gesetzmäßigkeit beim Vergleich der verschiedenen Generationen festgestellt werden (Anhang, Tab. 6).

Die Fortpflanzung ging im Zimmer bis Mitte Juni unter normalen Bedingungen vor sich. Dann begann die Temperatur zu steigen, und von Anfang Juli an traten sehr warme Tage ein, wobei in der

Fortpflanzung der Tiere eine Reihe von anormalen Erscheinungen zum Vorschein kam; denn es zeigte sich erstens in der Entwicklung, die vordem (Mai und Juni) sehr schnell ging, eine Hemmung; ferner verlängerte sich die Entwicklungsperiode der neugeborenen Tiere ganz bedeutend. Im Laufe der Entwicklung gingen viele Tiere zugrunde, ohne die vollkommene Größe zu erreichen. Damit meine Kulturen infolge der immer mehr steigenden Temperatur nicht zugrunde gingen, mußte ich sie, wie erwähnt, vom 6. Juli an in einen kälteren Raum übertragen (Erdgeschoß und Kälteschrank). Im Zimmer blieben nur wenige Kulturen und Mitte August gingen sie alle zugrunde.

In der Fortpflanzung zeigten sich folgende Abweichungen vom normalen Verhalten (Anhang, Tab. 6):

1. Die Zahl der Neugebornen wurde immer kleiner, sowie auch die Zahl der Embryonen, welche nicht selten auf 2—3 reduziert wurde. 2. Die Zeit zwischen den einzelnen Geburten wurde bedeutend größer. 3. Die Zeit der Entwicklung der einzelnen Tiere erstreckte sich über 1 Monat und sogar noch längere Zeit. Äußerlich zeigte sich eine Änderung darin, daß neugeborene und erwachsene Tiere viel kleiner waren. Normale Tiere hatten die Länge von 1,5—2,0 mm, die Mitte August gemessenen waren 0,75 bis 0,1 mm lang.

Diesen Zustand, der sich also in der Verkleinerung der Tiere, in der Verminderung der Zahl der Neugebornen und Vergrößerung der Entwicklungszeit äußerte, kann man als Depressionszustand bezeichnen. Die Fortpflanzungsweise blieb aber doch unverändert, d. h. parthenogenetisch. Aus den genealogischen Tabellen ist zu ersehen, daß in dieser Zeit sehr viele neue Kulturen angelegt, aber in keiner von denselben irgendwelche Änderungen der Fortpflanzung bis Ende September bemerkt wurden. Die Tiere gingen massenhaft zugrunde, und nur wenige von ihnen erreichten die volle Größe und waren zur weiteren Fortpflanzung brauchbar. Von Ende Juli an wurden überhaupt alle geborenen Tiere weiter gezüchtet, und trotzdem blieb die Zahl der Individuen in den Kulturen sehr gering. Geflügelte Tiere kamen in dieser Periode nur selten und in sehr kleiner Zahl, später überhaupt nicht mehr vor.

Die 1. und 2. Gruppe konnte ich bis auf den heutigen Tag bei parthenogenetischer Vermehrung weiter erhalten. Die im Depressionszustand befindlichen Kulturen erholten sich allmählich, als die Temperatur niedriger wurde, indem die Größe der Tiere und die

Zahl der Jungen zunahm und die Entwicklungszeit sich verkürzte, so daß Ende November und Dezember 1911 die Kulturen sich ungefähr ebenso verhielten wie die der Ausgangsgeneration. Im September und Oktober wurden in den zu den Gruppen 2 und 3 gehörigen Reservekulturen einzelne geschlechtliche Tiere gefunden, auf die ich später genauer eingehen werde.

b) Das Vorkommen der Geflügelten.

Die Zahl der Geflügelten in der Nachkommenschaft einzelner Weibchen war verschieden, ohne daß dabei eine Regelmäßigkeit zu beobachten war, wofür ich einige Beispiele angeben möchte.

1.	Weibch.	d.	8.	Gen.	1.	Gr.	8	Gefl.	u.	10	Ungefl.	—	45%	d. Gefl.
2.	„	„	8.	„	1.	„	4	„	„	6	„	—	28%	„ „
3.	„	„	8.	„	1.	„	5	„	„	6	„	—	45%	„ „
4.	„	„	9.	„	4.	„	5	„	„	10	„	—	33%	„ „
5.	„	„	9.	„	4.	„	10	„	„	15	„	—	40%	„ „
6.	„	„	9.	„	4.	„	3	„	„	18	„	—	17%	„ „

Größtenteils enthielt also die Nachkommenschaft bei einigen Weibchen 25—50 % geflügelte Tiere, und niemals bestand sie ausschließlich aus Geflügelten. Dabei kamen die Weibchen, welche geflügelte Tiere hervorbrachten, viel seltner vor als die mit reiner Nachkommenschaft, wie es die genealogischen Tabellen demonstrieren (Anhang, Tab. 1, 2, 3). In diesen bemerkt man meistens, daß von den ungeflügelten Nachkommen eines ungeflügelten Tieres nur durchschnittlich ungefähr $^1/_4$ gemischte, die übrigen wieder ausschließlich ungeflügelte Nachkommenschaft gaben. Z. B. in der Nachkommenschaft vom Weibchen No. 22 der 1. Gruppe gaben von 5 zur Fortpflanzung gebrachten Weibchen 4 eine reine und nur 1 eine gemischte Nachkommenschaft. (Geschwisterweibchen dieser 5 in der Reservekultur brachten ebenfalls Geflügelte hervor.) Ferner: aus den von No. 26 stammenden zur Fortpflanzung gebrachten 4 Weibchen gaben 3 eine reine und das 4. eine gemischte Nachkommenschaft. Dasselbe zeigten No. 39 und No. 49 sowie auch andere Fälle in allen Gruppen. Jedoch kam es auch vor, daß die Prozentzahl etwas größer oder kleiner als die erwähnte war.

Nun waren es aber immer nur willkürlich, d. h. zufällig ausgewählte Weibchen. Die in den Reservekulturen bleibenden konnten dabei natürlich nicht genau untersucht werden. Die Zahl der Geflügelten in den entsprechenden Reservekulturen war gewöhnlich

ungefähr 10—20 %, weshalb man vermuten kann, daß auch hier die Zahl der Weibchen mit gemischten Nachkommenschaften ungefähr 25 % betrug. Um das Verhältnis der gemischten zu den reinen Nachkommenschaften genauer zu bestimmen, wurden einige spezielle Versuche angestellt.

Das Weibchen No. 48 der 1. Gruppe hatte eine Nachkommenschaft, die aus 14 ungeflügelten Tieren bestand. Von diesen wurden 12 zur Fortpflanzung gebracht, und 2 noch ganz kleine Tiere blieben als Reservekultur zurück. Von den 12 gingen 2 zugrunde, 8 gaben ungeflügelte Nachkommenschaft und 2 gemischte. In der entsprechenden Reservekultur war auch eine gemischte Nachkommenschaft vorhanden. Das Weibchen No. 62 der 1. Gruppe hatte 12 Junge, die alle ungeflügelt waren. Bei den Versuchen gingen 3 zugrunde, 7 gaben reine und 2 gemischte Nachkommenschaft. In diesem Falle betrug das Verhältnis der gemischten Kulturen zu der Gesamtzahl 22 %.

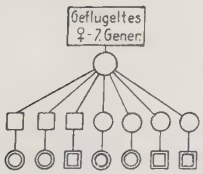
Diese Versuche machen es wahrscheinlich, daß das Vorkommen bei 25 % der ungeflügelten Nachkommenschaft eines ungeflügelten Weibchens gemischter und bei den übrigen 75 % reiner Nachkommenschaft nicht auf einem Zufall beruht. Diese Regelmäßigkeit kann aber nur für die Zeit gelten, wenn die Geflügelten zahlreich vorkommen, also von Ende Februar bis Juni.

Es bleibt dabei noch unklar, ob alle 75 % von den ungeflügelten Tieren, die eine reine Nachkommenschaft haben, im weiteren gemischte oder reine Kolonien geben. Der beste Weg, diese Frage zu lösen, wäre, ausnahmslos alle Tiere, die von ein und demselben Weibchen abstammen, zur Fortpflanzung zu bringen und so fortzufahren. Es dürfte kein einziges Tier dabei unbeachtet bleiben. Diesem Verfahren stellen sich aber große Schwierigkeiten entgegen, da man in der 3. Generation schon einige Hunderte von Tieren bekommt, in der 4. ein paar tausend usw. Einzelne Fälle zeigten nun doch, daß in derselben Zeit, wo einige von einem Weibchen stammende Reihen in ihrer Nachkommenschaft geflügelte Tiere geben, es auch andere Reihen gibt, die nur aus ungeflügelten bestehen. Als Beispiel kann No. 31 der 2. Gruppe dienen, wo in der Nachkommenschaft von 2 Weibchen geflügelte Tiere waren, in der Nachkommenschaft des 3. aber, die als Reservekultur (31a) behandelt worden war, 5 Generationen lang sich gar keine geflügelten Tiere zeigten. (In solchen Reservekulturen wurden, wie erwähnt, alle Individuen am Leben gelassen.) Daraus geht hervor, daß von der ungeflügelten

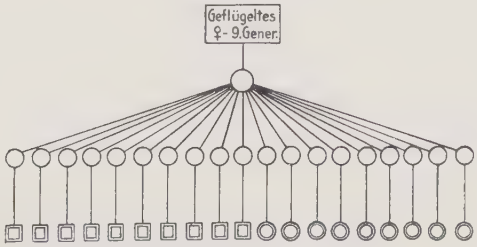
Nachkommenschaft eines ungeflügelten Weibchens eine kleinere Zahl (ungefähr 25 %) immer eine starke Tendenz besitzt, geflügelte Tiere zu erzeugen. Die anderen 75 % der Nachkommenschaft hatten in ihrer Deszendenz zwar auch geflügelte Tiere, aber erst in späteren Generationen. Sie besitzen also eine schwächere Tendenz zur Erzeugung der Geflügelten, und es gibt unter ihnen auch solche, die diese Tendenz gar nicht besitzen und immer nur ungeflügelte Tiere geben.

Was die Nachkommenschaft von geflügelten Weibchen anbelangt, so zeigen mehrere Versuche, in denen solche zur Fortpflanzung gebracht wurden, daß geflügelte Tiere stets nur ungeflügelte hervorbringen. Um die Nachkommenschaft der Geflügelten weiter zu verfolgen, wurden einzelne Versuche angestellt: Ein geflügeltes Weibchen der 7. Generation (4. Gruppe) gebar vom 15.—22. Februar 1911 20 ungeflügelte Junge, welche alle zur Fortpflanzung gebracht wurden (Tab. 20). Von diesen 20 starben 5 ab, 8 erzeugten je 1—3 Junge, so daß nur 7 von ihnen, welche je 10—20 Junge hervorbrachten, genügende Ergebnisse lieferten. Von diesen 7 ergaben 4 aus ungeflügelten Tieren bestehende Kolonien. 2 von diesen Tieren gaben auch eine ungeflügelte Enkelgeneration, 2 andere dagegen eine gemischte. Die 3 übrigen brachten neben ungeflügelten 16—40 % geflügelte Nachkommenschaft hervor. Die Enkelgeneration von zweien dieser zuletzt besprochenen Weibchen bestand aus ungeflügelten Individuen, die des 3. Weibchens war gemischt. Das Letztgesagte steht aber nicht im Widerspruch mit der Regel, daß die geflügelten Weibchen nur ungeflügelte Tiere gebären, denn es werden auch in anderen Fällen diese geflügelten von den ungeflügelten Weibchen erzeugt worden sein.

Tab. 20.



Tab. 21.



Der zweite Versuch wurde mit einem Weibchen der 4. Gruppe der 9. Generation angestellt; dasselbe brachte Anfang März 30 Junge hervor, und alle 30 wurden auf Epheuzweigen isoliert. 11 davon starben, die anderen 19 ergaben eine Nachkommenschaft (11. Generation), die stets aus Ungeflügelten bestand (Tab. 21). Die Hälfte der Enkelgenerationen enthielt geflügelte Nymphen in großer Zahl.

Diese zwei Versuche gaben also verschiedene Resultate. Im ersten Falle steht zwischen 2 gemischten nur eine reine ungeflügelte Generation, im zweiten stehen 2 reine ungeflügelte Generationen zwischen 2 gemischten. Dabei ist zu beachten, daß der zweite Versuch einige Monate später als der erste ausgeführt wurde. Die beiden Versuche ergaben aber insofern das Gleiche, als die gemischten Kulturen in beiden Fällen ungefähr zu 50 % vorhanden waren.

Eine Reihe von anderen Beobachtungen zeigte, daß sich meistens zwischen 2 gemischten Generationen nur eine reine einschiebt.

Was die ungeflügelten Tiere einer gemischten Nachkommenschaft betrifft, so gaben sie meistens reine Nachkommenschaft und nur selten eine gemischte.

c) Geschlechtliche Tiere.

Die ersten geschlechtlichen Tiere erschienen im Herbst 1911. Am 22. September fand ich nämlich in einer Reservekultur der 3. Gruppe ein Männchen. Es war 1 mm lang, zylindrisch, dunkelbraun gefärbt und gehörte der 19. Generation an. Die Tiere dieser Reservekultur waren nicht zahlreich, aber zwischen den erwachsenen fand ich nur parthenogenetische Weibchen. Nach einigen Tagen ging das Männchen zugrunde. Etwa einen Monat später, am 17. Oktober, fand ich in der Reservekultur No. 53 der 2. Gruppe in der 19. Generation einige geschlechtliche Weibchen. Die Tiere waren 1,2 mm lang und hellbraun gefärbt; das Abdomen war rundlich, sich gegen das Ende zu verjüngend. Die Weibchen der anderen Kolonien der 19. Generation waren parthenogenetisch. Beim Zerquetschen unter der Lupe fand ich im Leibe eines Weibchens 2 Wintereier. In den genealogischen Tabellen sind die geschlechtlichen Bruten mit ◍ bezeichnet.

Von der parthenogenetischen Reihe trennte sich einen Monat später noch ein zweiter geschlechtlicher Zweig ab. In der Reservekultur No. 54 der 19. Generation, die aus parthenogenetischen Tieren bestand, haben die meisten Weibchen wieder parthenogenetische

Weibchen geboren, welche sich auch weiter ungeschlechtlich fortpflanzten (No. 55 u. 57). Das eine Weibchen (No. 56) brachte auch parthenogenetische Tiere hervor, die sich aber alle als Sexupare erwiesen, da ihre Nachkommenschaft in der Reservekultur aus geschlechtlichen Weibchen bestand.

Das dritte Mal geschah die Trennung in der 23. Generation (No. 58), wo sich wieder ein Zweig abtrennte, der in der 25. Generation mit einigen geschlechtlichen Weibchen schloß, die Ende Januar 1912 ganz erwachsen erschienen. Die Zimmerbeobachtungen hatten den Nachteil, daß bei ihnen nur die Trennung der geschlechtlichen und parthenogenetischen Generationen verfolgt werden konnte, nicht aber der Fortpflanzungsvorgang der sexuparen Weibchen, weil die letzteren nur in Reservekulturen vorkamen. Deshalb suchte ich meine Resultate durch Heranziehung von frischem Material vollkommener zu machen.

Ende Oktober fand ich im Freien einige Epheuäste, die mit geschlechtlichen Tieren ganz dicht besetzt waren, unter denen auch einige Weibchen Eier ablegten. Zwischen den geschlechtlichen befanden sich nur wenige parthenogenetische Tiere. Im Gegensatz zu den geschlechtlichen und parthenogenetischen Tieren meiner Kulturen, die hell gefärbt waren und klein und krank aussahen, waren diese Tiere ganz normal und dunkel gefärbt. Messungen ihrer Größe ergaben folgendes: parthenogenetische Weibchen: Länge 1,6—2 mm, geschlechtliche Weibchen: Länge 2—2,1 mm, Männchen: Länge 1,2 mm. Die parthenogenetischen Weibchen dieser Kolonien zeigten keinen Unterschied in der Größe und Farbe von denen, die im Herbste 1910 gefunden worden waren. In den geschlechtlichen Kolonien befanden sich keine geflügelten Weibchen, denn die geschlechtlichen Weibchen sind, wie bei allen Aphiden, ungeflügelt. Jedes von ihnen enthielt 5—7 Wintereier. Ich fand auch ein paar Kolonien, die aus ungeflügelten, parthenogenetischen Weibchen bestanden; später zeigte es sich aber, daß diese Weibchen sexupar waren. Schließlich fand ich auch solche Kolonien, in denen weder geschlechtliche Tiere, noch sexupare Weibchen auftraten. Diese Kolonien bestanden in überwiegender Zahl aus geflügelten Weibchen und deren Nymphen. Wenige ungeflügelte Weibchen, die sich in denselben befanden, brachten, wie die geflügelten, nur parthenogenetische Tiere hervor.

Einige von den parthenogenetischen Weibchen, die sich in den geschlechtlichen Kolonien befanden, wurden auf einzelnen Ästen zur

Fortpflanzung isoliert (Tab. 22). Sie begannen sofort Junge zu gebären, wobei die maximale Zahl von Jungen bei einem Weibchen 20 betrug. Mitte November waren mehrere von den Jungen vollkommen erwachsen. Die Entwicklung der geschlechtlichen Tiere dauerte im Durchschnitt 2—3 Wochen. Alle Tiere, die von diesen Weibchen stammten, waren geschlechtliche und zwar im folgenden Zahlenverhältnis: No. 1: 1 Männchen und 20 Weibchen, No. 2: 1 Männchen und 12 Weibchen, No. 3: 1 Männchen und 9 Weibchen, No. 4: 1 Männchen und 14 Weibchen, No. 5: 1 Männchen und 12 Weibchen, No. 6: 1 Männchen und 9 Weibchen. Diese abnorme Sexualproportion ist auffallend, zumal da sie auch bei *Aphis saliceti* nach meinen Beobachtungen vorkommt. Die Männchen entstehen bekanntlich bei Aphiden nach den Ergebnissen von Baehr (1909), Morgan (1909) und Stevens (1907) dadurch, daß in einem parthenogenetischen Ei die Hälfte der geschlechtlichen Chromosomen ausgestoßen wird oder sonst zugrunde geht. Dieser sehr merkwürdige Vorgang muß, wie die oben erwähnte Sexualproportion zeigt, also wenigstens bei *Aphis hederae* und *Aphis saliceti* nur in einer relativ geringen Zahl von Eiern eintreten.

Tab. 22.

Geburt der geschlechtlichen Generation bei *Aphis hederae*.

Tage der Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀	6. ♀
23. Oktober	—	—	—	2	—	—
25. „	2	3	4	8	6	1
27. „	8	5	7	12	10	3
30. „	15	9	10	16	13	6
1. November	20	13	—	17	—	11
4. „	22	15	—	—	—	—

Die dem Freien entnommenen, geflügelten, parthenogenetischen Weibchen brachten, wie es auch bei den Zimmerkulturen der Fall war, dauernd nur ungeflügelte, parthenogenetische Tiere hervor. Dieses zeigt vielleicht, daß das Vorkommen der geflügelten und ungeflügelten Weibchen auf irgendwelchen inneren Zusammenhang zwischen der Parthenogenesis und Gamogenesis hinweist. In den Kulturen, in welchen gerade geschlechtliche Tiere auftraten, kamen zur selben Zeit niemals geflügelte, parthenogenetische Weibchen vor.

Die im Vorstehenden geschilderten Beobachtungen über die

Trennung und das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere kann man folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die geschlechtlichen Tiere kommen in verschiedenen Generationen vor. 2. Von einem parthenogenetischen Weibchen können solche Weibchen abstammen, die eine nur parthenogenetische Nachkommenschaft geben, daneben aber auch solche, die sexupare Weibchen hervorbringen. 3. Die sexuparen Weibchen sind ungeflügelt. 4. Männchen und Weibchen werden von einer und derselben Mutter geboren, wie es auch bei manchen anderen Arten vorkommt. Die Sexualproportion war ca. 5 Männchen zu 100 Sexualweibchen. 5. Sexupare und nichtsexupare Weibchen sind äußerlich nicht voneinander zu unterscheiden. 6. Die geschlechtlichen Weibchen enthalten 2—7 Dauereier im Ovar. 7. Die geflügelten Tiere, welche im Herbst vorkommen, bringen eine ungeflügelte Nachkommenschaft hervor, die sich einige Generationen hindurch nur parthenogenetisch fortpflanzt.

3. Wirkung der Kälte.

Die Kälteversuche begannen Ende Oktober und dauerten 5 Monate lang bis Ende März. Die Temperatur stand im Laufe dieser Zeit tagsüber zwischen 8—10 ° C, und ich glaube, daß diese Temperatur der normalen gegenüber so erniedrigt war, daß an den so behandelten Kulturen der Einfluß der Kälte auf die Lebenserscheinungen und auf die Fortpflanzung, wenn eine solche Wirkung vorkommen sollte, zu studieren möglich war. Ungefähr die gleiche Temperatur wie bei diesen Versuchen herrscht häufig im Spätherbst, und in dieser Zeit erscheinen auch bei anderen Arten die letzten geschlechtlichen Tiere.

Versuchstiere wurden aus der 2. Generation der Gruppe 1 und 2 entnommen. Die erste in der Kälte geborene Generation entsprach also der 3. Zimmergeneration und wird in den Tabellen auch als solche gezählt. Die Genealogie, Entwicklung und alles, was die Fortpflanzung im näheren betrifft, ist in den Tabellen (Anhang, Tab. 4 u. 7) dargestellt. Die Fortpflanzung wurde die ersten 2 Monate lang fast täglich beobachtet, später aber nur jeweils nach einigen Tagen. Im Vergleich mit den Zimmerkulturen zeigten sich folgende Unterschiede: 1. Die Zahl der Geborenen in allen Generationen wird etwas kleiner. 2. Die Zahl der durchschnittlich jeden Tag geborenen Jungen wird auch geringer und sinkt bis auf 1 und noch weniger. Dementsprechend vergrößert sich die Zeit der Fort-

pflanzungstätigkeit der Weibchen. 3. Die Zeit der Entwicklung vergrößert sich bedeutend.

Irgendwelche andere Veränderungen habe ich nicht beobachtet. Die erwachsenen Tiere blieben in ihrer Größe denen der Zimmerkultur gleich, und auch die Neugeborenen zeigten keine besonderen Unterschiede jenen im Zimmer gegenüber. Das Unterhalten der Kulturen war in der Kälte aber schwerer, da die Tiere leichter abstarben und abfielen. Die geflügelten Tiere kamen in der Kälte in genau denselben Generationen wie im Zimmer vor, aber zeitlich beträchtlich später. Das geht aus folgendem hervor: Die 1. Kältegruppe, die der 1. Zimmergruppe entsprach (die ersten Versuchstiere für die Kälteversuche waren aus der zweiten Generation der 1. Zimmergruppe entnommen worden), erzeugte die Geflügelten auch wie jene in der 8. Generation. Die 2. Kältegruppe, die der 2. Zimmergruppe entsprach, enthielt diese in der 6. Generation. Die 8. Generation der 1. Kältegruppe wurde 8 Wochen später als im Zimmer geboren, nämlich Anfang März, die 6. Generation der 2. Kältegruppe 3—4 Wochen später als im Zimmer, nämlich im Februar. Im zweiten Fall war die Verspätung der Entwicklung relativ geringer, da die zweite Gruppe sich auch im Zimmer langsamer entwickelte. Die Zahl der Geflügelten in jeder Nachkommenschaft war in der Kälte eine andere, aber verhältnismäßig etwa ebenso groß wie im Zimmer, sie betrug nämlich 25—50 % aller Individuen. Im übrigen folgten die Geflügelten in ihrem Erscheinen auch derselben Regel, die für die Zimmerversuche schon beschrieben wurde. Im Laufe von 5 Monaten also blieben die in erniedrigter Temperatur gehaltenen Tiere parthenogenetisch und änderten ihre Fortpflanzungsweise nicht.

Im Frühjahr mußte ich die Versuche unterbrechen, da die Frühjahrswärme die Temperatur im Erdgeschoß und im Zimmer fast ausgeglichen hatte. Es wurden auch einige Versuche mit Erstarrenlassen der parthenogenetischen Weibchen gemacht. Eine Reservekultur, in der zahlreiche Tiere waren, wurde im Februar ins Freie gestellt, wo die Temperatur bei 2—3° C unter 0 stand. Die Tiere erstarrten innerhalb einiger Minuten und blieben einen Tag lang in diesem Zustand. Wieder ins Zimmer gebracht, waren nur 10 % von der Kolonie noch am Leben, und diese pflanzten sich im Zimmer weiter normal fort. Eine andere Kultur wurde auf 3—4 Tage hinausgestellt bei einer Temperatur von 5° unter 0. In dieser Kultur starben alle Tiere ab. Diese Versuche zeigen, daß die Über-

winterung an unbedeckten Pflanzen für *Aphis hederae* unmöglich zu sein scheint.

4. Wirkung der Wärme.

Für die Wärmeversuche wurden Tiere der 7. Generation der 1. Gruppe benutzt. Die ersten Geburten (Anh. Tab. 5 u. 8) traten sehr rasch ein, und die Fortpflanzungstätigkeit der Weibchen währte im ganzen 7—9 Tage. Dagegen dauerte sie im Zimmer bei Weibchen derselben Generation bedeutend länger, beinahe 11 Tage (Anhang, Tab. 6). Die Zahl der Geborenen war in beiden Fällen fast gleich. Die minimale Entwicklungszeit der 8. Generation dauert in der Wärme genau wie im Zimmer 18 Tage. Die Geburt der 9. Generation ging sehr ungleichmäßig vor sich: die Tiere wurden zuerst in großer Zahl geboren (nicht selten 5—7 Junge täglich), dann folgte ein Stillstand, der manchmal einige Tage dauerte. Viele Tiere der 8. Generation gingen zugrunde, ohne Junge zu gebären. Die Tiere kamen in einen Depressionszustand, der viel Ähnlichkeit mit jenem hatte, welcher in den Zimmerkulturen infolge der großen Wärme des Sommers sich einstellte, und er muß ausschließlich der Wirkung hoher Temperatur zugeschrieben werden, denn die Nahrung war gut, da mehrere Epheuzweige frische Wurzeln und Triebe hervorsprossen ließen.

Bei der Geburt der 9. Generation waren die neugeborenen Tiere halb so groß wie die normalen. Die 10. Generation bestand nur aus einer sehr kleinen Zahl von Individuen. Anfang März gingen die letzten Tiere zugrunde. Die geflügelten Weibchen traten in den Wärmekulturen gar nicht auf.

Die Wärme beschleunigt also zuerst die Fortpflanzung, dann aber führt sie zur Hemmung in der Entwicklung, zur Depression und zum Aussterben der Kolonien, ohne daß Geschlechtstiere auftreten.

5. Wirkung des Nahrungsmangels.

Irgendwelche exaktere Versuche, die Wirkung der Nahrung Schritt für Schritt zu verfolgen, waren unmöglich. Daher machte ich meine Beobachtungen über die Wirkung des Nahrungsmangels an den auf ausgetrockneten Ästen sich befindenden einzelnen und Reservekulturen. Bei reicher Nahrung (wenn dabei noch die optimale Temperatur herrscht) pflanzen sich die Tiere am schnellsten fort. So war es im Frühjahr 1911, als die Epheuzweige sehr frisch waren.

Dabei wurden die Tiere in größerer Zahl geboren (bis 30 Junge), und die Zeit der Entwicklung war minimal, da sie sich bis auf 8 Tage erniedrigte. Beobachtungen über die Wirkung der schlechten Nahrung auf ausgetrockneten Epheuästen stellte ich bei normaler Temperatur und auch in der Kälte an. Dabei zeigte es sich, daß die Tiere bei parthenogenetischer Fortpflanzung am Leben blieben. Solange die Zweige noch Nahrung gaben, pflanzten sie sich auch weiter fort und waren manchmal sogar in großer Zahl vorhanden. Erst bei vollkommenem Austrocknen, das im Zimmer nach 5 bis 6 Wochen, in der Kälte nach 6—8 Wochen eintrat, starben alle ab.

Geflügelte waren manchmal auf ausgetrockneten Ästen sehr zahlreich, dann gab es wieder nur sehr wenige oder gar keine; z. B. wurden in der 2. Gruppe (Anhang, Tab. 2) 5 Generationen ungeflügelter Tiere nacheinander verfolgt, immer auf demselben Ast.

6. Besprechung der Resultate.

Da meine Versuche erst im Oktober 1910 begannen, so konnte man annehmen, daß die ersten Versuchstiere eine lange Reihe parthenogenetischer Generationen schon vor sich hatten. Wenn man ferner annimmt, daß sie von einer Fundatrix stammten, die z. B. Ende März ausgeschlüpft war, so mußten die ersten Versuchstiere bei normaler Entwicklungszeit jeder Generation (der Sommer 1910 hatte eine mäßige Temperatur), die ungefähr 2 Wochen dauert, schon der 12.—14. Generation angehören.

Die weitergehende Reihe der parthenogenetischen Kulturen zeigte, daß die Tiere sich ein Jahr lang parthenogenetisch fortpflanzen können.

In der 2. und 3. Gruppe kamen die geschlechtlichen Tiere in der 19. Generation, vom Beginn der Kulturen gerechnet, vor. Aus der 2. Gruppe stammte eine Kultur, die sich noch weiter parthenogenetisch fortpflanzte und bis zur 25. Generation verfolgt werden konnte. Nach der obigen Annahme mußte diese also beinahe die 35.—37. Generation seit dem Dauerei darstellen. Die 1. Gruppe zeigte keine geschlechtlichen Tiere, obgleich ich 30 parthenogenetische Generationen dieser Gruppe verfolgt habe; auf Grund des Obengesagten kann man annehmen, daß es mindestens die 40.—42. Generation seit dem Dauerei war.

Die Versuche zeigten, daß die äußeren Faktoren keine Fortpflanzungsänderungen hervorrufen können. Die 5 Monate lang dauernde Fortpflanzung in der Kälte blieb immer parthenogenetisch.

Auch Wärme und Hunger konnten die Vermehrungsart nicht ändern. Die Kälte wirkte auf die Entwicklung nur hemmend, dagegen führte ein dauernder Wärmeeinfluß zur Depression und schließlich zum Tode der Tiere. Bei meinen Wärmeversuchen starben die Tiere im Laufe von 6—7 Wochen ab. Vielleicht verursachten diesen frühzeitigen Tod die nicht ganz natürlichen Bedingungen, unter denen sich die Tiere im Thermostaten befanden. Im Sommer trat dieselbe Erscheinung auch bei den Zimmerversuchen ein, wo die Tiere zwar etwas längere Zeit am Leben blieben, aber doch Mitte August alle abstarben.

Im Freien beobachtete ich dieselben Erscheinungen der Depression unter Einwirkung der Wärme: die Tiere wurden kleiner und vermehrten sich schlechter. In diesem Falle wird aber der schädliche Einfluß durch verschiedene Faktoren, wie z. B. frischere Luft, frischere Nahrung usw., besser kompensiert. Bei den künstlichen Versuchen sind diese günstigen Faktore in der Regel nicht vorhanden.

Was die äußeren morphologischen Veränderungen der Tiere im Depressionszustand betrifft, so zeigte es sich, daß sie nichts mit dem Vorkommen der geschlechtlichen Tiere zu tun haben. Dies geht aus folgendem hervor: 1. Die von ihnen hervorgebrachten geschlechtlichen Tiere waren nur in kleiner Zahl vorhanden und sahen auch pathologisch aus. 2. Die parthenogenetischen Tiere konnten sich wieder erholen und sich weiter parthenogenetisch fortpflanzen. 3. Die mit frischem, dem Freien entnommenen Material verglichenen sexuparen Weibchen zeigten keine morphologischen Unterschiede von den normalen parthenogenetischen Weibchen früherer Generationen.

Wie die Untersuchung ergeben hat, treten die Geflügelten in verschiedenen Zeitperioden auf. Im Herbst 1910 fand ich viele Geflügelte, dann kamen sie wieder im März, April und Mai, also das ganze Frühjahr hindurch vor. Im Juni verschwanden sie allmählich. Bei dem Erscheinen der Geflügelten im Frühjahr 1911 fand ich weder qualitative noch quantitative Unterschiede zwischen den Versuchskulturen im Zimmer und im Kälteraum. Die Geflügelten kamen in der Kälte später vor als im Zimmer, aber sie erschienen auch dort nach derselben Generationszahl, von den Anfangstieren an gerechnet, wie im Zimmer.

Im Sommer verkleinerte sich die Zahl der Geflügelten in den Zimmerkulturen allmählich. Die Beobachtungen wurden in dieser

Zeit dadurch sehr erschwert, daß lange nicht alle Larven die vollkommene Größe erreichten und viele zugrunde gingen. Wie die Erfahrung zeigte, kamen die Geflügelten am häufigsten im Herbst und Frühjahr vor. Im Winter und im Sommer dagegen traten sie entweder gar nicht oder in sehr geringer Zahl auf. Als Ursache für die Verkleinerung der Zahl der Geflügelten im Sommer kamen drei Möglichkeiten in Betracht: 1. Das Vorkommen der Geflügelten ist eine von inneren Ursachen abhängige, periodische Erscheinung. In diesem Falle wird auch das Vorkommen der geringen Zahl der Geflügelten im Sommer leicht erklärt. 2. Die Geflügelten werden durch hohe Temperatur direkt beeinflußt, und ihre Zahl wird vermindert. 3. Das Vorkommen der Geflügelten hängt von inneren Ursachen ab (periodisch oder nach einer anderen inneren Tendenz), die Flügelanlagen können aber in ihrer Ausbildung durch äußere Einflüsse gehemmt werden.

Für die erste Möglichkeit spricht vieles, doch waren die ausgeführten Versuche nicht hinreichend, um die Periodizität zu bestätigen. Die zweite Möglichkeit läßt sich ausschließen, denn wenn auch bei hoher Temperatur die Zahl der Geflügelten vermindert wurde, so stieg sie doch nicht, wie hiernach zu erwarten wäre, bei herabgesetzter Temperatur. Die dritte Möglichkeit dagegen hat auch wie die erste, mit der sie nicht im Widerspruch steht, sehr viel Wahrscheinliches für sich, und einige Versuche haben denn auch gezeigt, daß die Flügelanlagen wirklich in ihrer Entwicklung gehemmt werden können.

Bei den Reservekulturen bemerkte ich nämlich im Frühjahr, daß nicht alle Nymphen, die Flügelanlagen besitzen, zu Geflügelten werden, sondern daß einige von ihnen zu gebären anfangen, bevor sie die letzte Häutung durchmachen. Dabei bleiben die Flügelanlagen unentwickelt.

Ich nahm 6 Nymphen, die deutliche Flügelanlagen hatten, und isolierte sie auf ganz frischen Epheuzweigen. 5 davon wurden geflügelt, die 6. fing vor der letzten Häutung an, Junge zu gebären, und ihre Flügel blieben unentwickelt unter der Haut liegen. Die Jungen, welche dieses Weibchen hervorbrachte, waren ungeflügelt und normal entwickelt. Diese Versuche wurden bei einer Temperatur von 20° C ausgeführt. Bei höherer Temperatur geht die Entwicklung, wie es die Wärmeversuche zeigten, bedeutend schneller; dabei bleibt aber die Quantität der aufgenommenen Nahrung unverändert. Bei der beschleunigten Entwicklung, deren Folgen ein beschleunigtes

Wachstum ist, besitzt der Organismus ein größeres Bedürfnis nach Nahrungsstoffen. Da die Quantität derselben sich aber nicht vergrößert, so würde die aufgenommene Nahrung für den Organismus nicht ausreichen. Dieser Mangel an Nahrung wird dadurch kompensiert, daß einige weniger wichtige Organe, wie die Flügelanlagen, keine Nahrung bekommen. Ihre Entwicklung wird gehemmt, und auf ihre Kosten entwickeln sich die übrigen Körperteile. In den Sommerkulturen konnte ich auch wirklich Tiere finden, bei denen in der Schultergegend ganz rudimentäre Flügelanlagen zurückgeblieben waren. Es ist dabei möglich, daß bei anderen Individuen die Entwicklung der Flügelanlagen unter Einwirkung der Wärme schon im Leibe der Mutter gehemmt wird, so daß sie überhaupt nicht zum Vorschein kommen. Im letzteren Falle kann aber doch keine Rede von einer Beeinflussung der Zahl von zu geflügelten bestimmten Individuen durch Temperaturänderung sein, sondern es werden nur in diesen die vorhandenen Flügelanlagen durch die Wirkung hoher Temperatur in ihrer Ausbildung gehemmt. Es gibt auch keine Beweise dafür, daß Flügelanlagen in allen Individuen vorhanden sind oder in allen durch die äußeren Bedingungen hervorgerufen werden können.

IV. *Aphis saliceti.*

Auf der Rinde einer großen alten Weide fand ich Ende Februar zahlreiche, glänzend schwarze, ovale, 0,2—0,6 mm große Eier, aus welchen Fundatrices von *Aphis saliceti* ausschlüpften, und zwar erschienen die ersten etwa vom 10. April ab. Um sie rascher zum Ausschlüpfen zu bringen, stellte ich einige ins Zimmer, andere in den Thermostaten (25° C), ohne aber eine Wirkung zu erzielen, denn die Tiere schlüpften hier zur selben Zeit wie im Freien aus. Das Ausschlüpfen der Fundatrices dauerte im Freien 3—4 Wochen, von April bis Mai. Die Witterung war günstig, so daß nach ungefähr 10—15 Tagen die Fundatrices erwachsen waren und Junge hervorzubringen begannen.

Unter den erwachsenen Fundatrices konnte ich 3 verschiedene Formen nach ihrer Färbung unterscheiden. Die 1. hatte ein hellgrünes Abdomen mit dunklen Flecken, die 2. ein gelbes, ebenfalls dunkel gefleckt, die 3. endlich stellte eine Zwischenform dar, indem ihr Abdomen gelbgrün und mit dunklen Flecken versehen war. Die grüne und die gelbe Farbe wird durch die Färbung der Embryonen hervorgerufen, denn Hypodermis und Chitin der Funda-

trices sind, abgesehen von den schwarzen Stellen, durchsichtig und farblos.

Die Embryonen und neugeborenen Tiere sind entweder gelb oder grün. Die deutlich grün gefärbten Fundatrices enthalten ausschließlich grüne Embryonen, die gelben nur gelbe Embryonen, und die gelbgrünen Fundatrices tragen sowohl gelbe als grüne Embryonen in verschiedener Prozentzahl, was auch die Nuance ihrer Grundfarbe bedingt. Die Zählung der von mehreren Ästen gesammelten Fundatrices ergab folgendes: von der 1. Form, welche nur grüne Embryonen enthielt, waren 50 % vorhanden, von der 2. mit gelben Embryonen 30 % und von der 3. mit gemischten Embryonen 20 %; also dominierte die grüne Form an Zahl sehr bedeutend über die beiden anderen.

Für die Zimmerversuche stellte ich ganz junge Weidenäste in Wassergläsern auf, die ihrerseits in einem feuchten Glasschrank standen. Die Aufgabe, die Tiere auf diesen Zweigen längere Zeit hindurch am Leben zu erhalten, erwies sich als ziemlich schwierig, da die Blätter leicht welkten und infolgedessen die darauf sitzenden Tiere sofort zugrunde gingen. Darum pflanzte ich später bei den Beobachtungen über die geflügelten Tiere junge Weiden in einen Zinkkasten, in dem sie sich ganz frisch hielten. Die ganze Fortpflanzungstätigkeit, wie sie bei einigen Fundatrices verfolgt wurde, wird aus der Tabelle 23 ersichtlich.

Tab. 23.

Geburt der 2. Generation bei *Aphis saliceti*.

Tage der Geburten	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀
1. Mai	—	—	—	1	5
2. „	4	—	1	4	11
3. „	10	6	5	9	16
4. „	17	14	9	12	23
5. „	26	23	21	13	30
6. „	34	27	23	—	35
7. „	—	—	30	—	—
8. „	—	—	32	—	—

Die maximale Zahl der von einer Fundatrix geborenen Tiere war ungefähr 35, die Durchschnittszahl der pro Tag geborenen Jungen betrug 5.

Die neugeborenen Tiere der 2. Generation brauchten beinahe 3 Wochen zu ihrer vollkommenen Entwicklung, doch gingen viele

von ihnen wegen ungenügender Ernährung früher oder später zugrunde. Die Überlebenden erreichten Mitte Mai die normale Größe. Dabei zeigte es sich, daß die Nachkommenschaft einiger Fundatrices nur aus parthenogenetischen, geflügelten Nymphen bestand, die der übrigen aus geschlechtlichen Tieren. Fundatrices mit gemischter, also geschlechtlicher und parthenogenetischer Brut, kamen hier nicht vor.

Männchen und Weibchen wurden von ein und derselben Mutter geboren, und zwar betrug die Zahl der Männchen 5 %. Da aber die Zimmerversuche wegen der großen Zahl der im Laufe der Entwicklung zugrunde gegangenen Tiere nicht genügend Material zur Bestimmung der Sexualproportion gaben, so versuchte ich, dieselbe durch Zählung der im Freien auf Blättern und Ästchen sitzenden Geschlechtstiere zu erhalten. Meine Beobachtungen ergaben auch hier wie bei den Zimmerversuchen 5 % für die Zahl der Männchen. Die geschlechtlichen Weibchen sind stets ungeflügelt, einige gelb, andere grün. Ihr Abdomen ist breit und stark gewölbt. Im Ovarium fand ich 4—7 Wintereier. Die Männchen sind ebenfalls ungeflügelt, schmäler und etwa $^1/_3$ kleiner als die Weibchen. Am hinteren Ende des Abdomens tragen sie 4 warzenähnliche Gebilde und einen schlauchförmigen durchsichtigen Penis. Die Farbe der Männchen ist dunkler als die der Weibchen, jedoch fand ich nur Männchen der gelben Form.

Zur Copulation und Eiablage gelangten die Tiere der Zimmerkulturen nicht, da sie wegen mangelhafter Ernährung sehr geschwächt waren; aber im Freien konnte ich darüber zahlreiche Beobachtungen anstellen. Ende April und den ganzen Monat Mai hindurch war die Witterung warm und gut. Die Blätter waren sehr saftig und boten den Tieren während ihrer Entwicklung eine ausgezeichnete Nahrung. Von Mitte Mai an traten die ersten Copulationen auf. Dabei habe ich mehrmals beobachtet, daß gelbe Männchen mit grünen Weibchen copulierten, woraus sich vielleicht die Erscheinung von Fundatrices mit verschiedenfarbiger Brut erklären ließe.

Am 21. Mai wurden die ersten Eier abgelegt, und schon einige Tage später sah ich dann eine große Menge von solchen. Die im Ovar der Muttertiere befindlichen Wintereier waren sandfarben und behielten noch kurze Zeit nach der Ablage diese Farbe bei. Etwa 2—3 Tage später wurden sie zuerst dunkelbraun und dann glänzend schwarz. Anfangs Juni, als die Eiablage vollendet war, waren alle geschlechtlichen Tiere abgestorben.

Die geflügelten parthenogenetischen Nymphen der 2. Generation

machten ihre letzte Häutung Ende Mai durch. Anfang Juni flogen sie alle fort und suchten sich auf jungen Weiden neue Futterplätze. Hier begannen sie sofort Junge zu gebären, die im Fortpflanzungszyklus die 3. Generation darstellten. Diese waren entweder gelb oder grün gefärbt, entsprechend der Farbe des Muttertieres. Eine gemischte Brut wurde nicht beobachtet. Jedes Weibchen brachte 10—20 Junge hervor. Die ganze Erscheinung konnte ich ausgezeichnet auf frisch eingepflanzten Weiden beobachten.

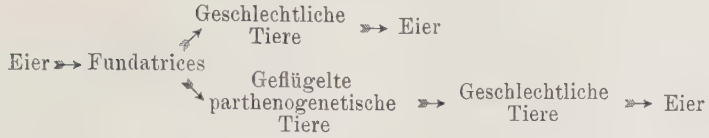
Die Entwicklung der 3. Generation dauerte wie bei der 2. beinahe 3 Wochen. Die erwachsenen Tiere waren alle ohne Ausnahme geschlechtlich, und zwar waren die Männchen wieder in Zahl von 5 % vorhanden. In der zweiten Hälfte des Juni begannen die Tiere zu copulieren, worauf die Eiablage erfolgte. Ende Juni waren die letzten Wintereier abgelegt, die Tiere starben ab, und damit wurde der Lebenszyklus der Art geschlossen.

Die gewonnenen Resultate kann man in folgender Weise zusammenfassen:

Die Fundatrices schlüpfen Mitte April aus den Wintereiern aus und entwickeln sich in etwa 2 Wochen. Unter ihnen kann man 3 Formen unterscheiden: eine grüne, eine gelbe und eine gelbgrüne. Jede Fundatrix bringt 30—35 Junge hervor, und zwar werden von der 3. sowohl gelbe als grüne Junge geboren.

Mit Berücksichtigung des weiteren Verlaufes des Zyklus kann man bei *Aphis saliceti* 2 Reihen (oder Rassen) unterscheiden. Zu der 1. gehören solche Fundatrices, bei denen die 2. Generation ausnahmslos aus geschlechtlichen Tieren besteht, von denen 5 % Männchen und 95 % Weibchen sind. Die Entwicklung erstreckt sich über 3 Wochen. Die 1. Reihe besteht also aus 2 Generationen, und ihr Lebenszyklus dauert annähernd 5 Wochen. Die Fundatrices der 2. Reihe bringen nur geflügelte, parthenogenetische Tiere hervor. Diese Tiere entwickeln sich innerhalb von 3 Wochen und migrieren nach der letzten Häutung auf junge Weiden, wo sie die 3. Generation hervorbringen, die ausschließlich aus geschlechtlichen Tieren besteht. Der Lebenszyklus der 2. Rasse dauert also 8 Wochen und besteht aus 3 Generationen. Die oben erwähnten Formen, welche sich durch ihre Färbung unterscheiden, gehören beiden Rassen an.

Der ganze Lebenszyklus der Art läßt sich in einem Schema folgendermaßen darstellen:



Außer der bekannten Art *Aphis saliceti* fand ich auf der Weide noch zwei andere Arten, deren Lebenszyklus in ganz anderer Weise als der von *Aphis saliceti* vor sich geht. Anfang März fand ich auf derselben Weide, auf welcher sich später *Aphis saliceti* entwickelte, Eier, die den Eiern von *Aphis saliceti* ähnlich sahen. Im Zimmer schlüpften aus diesen Eiern bald junge Tiere aus und erreichten Ende März ihre vollkommene Größe, wobei es sich zeigte, daß sie einer anderen Art als *Aphis saliceti* angehörten. Diese Art fand ich in den Monographien von Koch und Buckton nicht beschrieben. Die Tiere waren in der Form denen der Gattung *Chaetophorus* sehr ähnlich. Ihre Farbe war graugrün. Am Abdomen trugen sie lange Borsten, die ebenso wie bei *Chaetophorus* an jedem Segment vorhanden waren. Die Länge der Fundatrices betrug 3,5 mm. Die Tiere der folgenden Generationen waren 2,5—3,0 mm lang. Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir hier eine selbständige Art vor uns. Leider konnte ich später keine weiteren Tiere dieser Art mehr finden. Wegen der geringen Zahl der Individuen dieser Zucht wurden keine Exemplare konserviert.

Die Entwicklung der Fundatrices dauerte im Zimmer 3 Wochen. Am 1. April 1911 hatte eine Fundatrix ihre Fortpflanzungstätigkeit begonnen, und bis zum 7. April wurden 44 Junge hervorgebracht. Diese entwickelten sich innerhalb $2^1/_2$ Wochen und ergaben 10 % geflügelte und 90 % ungeflügelte Individuen.

Die Fortpflanzungstätigkeit der 2. Generation ging folgendermaßen vor sich: von einem Weibchen wurden vom 19.—25. April 11 Junge geboren, ein zweites brachte in derselben Zeit 13 Junge, 2 andere vom 22.—27. April 36 Junge und vom 27. April bis zum 1. Mai 20 Junge hervor. Von der großen Zahl der Neugeborenen kamen nur einzelne zur vollkommenen Entwicklung, unter denen sich auch ca. 10 % geflügelte Individuen befanden.

Anfang Mai wurden einige Tiere geschlechtsreif, gebaren aber Junge der 4. Generation nur in sehr geringer Zahl. Bald gingen alle Kolonien zugrunde, offenbar, weil die Futterpflanzen ihnen keine günstige Nahrung geben konnten. Die Tiere ernährten sich nämlich nicht von dem Saft der Blätter, sondern von der Rinde der

jungen Zweige, deren Saft sie aufnahmen. Die Ästchen, welche in einem feuchten Raume im Zimmer standen, bedeckten sich aber leicht mit einem Pilz, welcher wahrscheinlich der Kolonie schädlich war und sie zugrunde richtete.

Eine 3. Art, die ich sowohl auf jungen als auch auf alten Weiden fand, bestand aus kleinen 1 mm langen, hellgrünen Tieren. In den Monographien von Koch fand ich diese Art auch nicht beschrieben. Die Tiere haben ein glattes Abdomen, eine Segmentierung ist nicht sichtbar, sie sind gleichmäßig gefärbt, und die Pigmentflecke fehlen. Daraus folgt, daß sie morphologisch der Art *Siphonophora rosae var. glauca* sehr nahe stehen. Sie ernährten sich von frischen Trieben und Blättern, begnügten sich aber mit einer sehr geringen Nahrungsmenge. Die Tiere dieser Art kamen neben der Art *Aphis saliceti* ziemlich zahlreich vor, aber zu derselben Zeit, da *Aphis saliceti* geschlechtliche Tiere hervorbrachte, pflanzten sie sich immer weiter parthenogenetisch fort. Einzelne Versuche wurden mit dieser Art nicht angestellt wegen vieler technischen Schwierigkeiten, welche sie darboten. Die parthenogenetische Vermehrung konnte ich an Massenkulturen im Laufe des Mai, Juni, Juli und August verfolgen.

Die Resultate, die über alle 3 beschriebenen Arten gewonnen wurden, können zu folgenden Schlüssen führen: 1. Das Ausschlüpfen der Fundatrices wird durch den Einfluß der Wärme nicht beschleunigt. Die Zeit des Ausschlüpfens ist für jede Art ziemlich fest bestimmt, was sich darin zeigt, daß die Art *Aphis saliceti* beinahe 6 Wochen später als die andere auf der Weide gefundene Art der Gattung *Chaetophorus* ausschlüpft.

2. Die geschlechtlichen Tiere entstehen unabhängig von äußeren Bedingungen, da bei derselben Temperatur und Ernährung die Art *Aphis saliceti* geschlechtliche Tiere hervorbringt, während sich die beiden anderen Arten parthenogenetisch fortpflanzen.

3. Auch die geflügelten Tiere treten bei der 2. Reihe von *Aphis saliceti* in der 2. Generation unabhängig von äußeren Bedingungen auf.

V. *Chaetophorus testudinatus* und *aceris*.

Die beiden Arten *Chaetophorus testudinatus* und *Ch. aceris* findet man in den Monographien von Koch und Buckton über die Blattläuse als eine Art, *Chaetophorus aceris* oder *Aphis aceris*, beschrieben. Buckton unterscheidet 2 Formen dieser Art, eine gelbe und eine grüne, die er jedoch nur als Varietäten, nicht als verschiedene Arten

betrachtet. Da diese Arten im Verlaufe ihres Lebenszyklus sehr merkwürdige Erscheinungen zeigen, welche den Forschern der früheren Zeit rätselhaft zu sein schienen, so wird es nicht ohne Interesse sein, die Geschichte ihrer Erforschung (nach Kessler, 1883) zu schildern.

Im Frühjahr werden sehr häufig auf dem Ahorn ziemlich große (2,5—3 mm lange) gelbe und grüne Tiere beobachtet, die ein deutlich segmentiertes Abdomen besitzen und an jedem Segment lange Borsten tragen. Diese Tiere waren, wie erwähnt, unter dem Namen *Aphis aceris* bekannt. Van der Hoeven (1862) entdeckte auf dem Ahorn eine ganz neue unbekannte Form, die nur im Sommer vorkommt und ganz abweichend aussieht. Diese Form betrachtete er als eine selbständige Art und nannte sie *Periphyllus testudo*. Die Tiere sind klein (Länge 1 mm) und flach und zeigen fächerähnliche Schuppen am Rande des Körpers. Balbiani und Signoret stellten die Verwandtschaft von *Periphyllus testudo* mit *Aphis aceris* fest und betrachteten erstere nicht als eine besondere Art, sondern als eine Sommerform der letzteren. Sie meinten aber, daß *Aphis aceris* daneben auch die gewöhnliche Form hervorbringen kann, welche auf andere Pflanzen migriert.

Die Herbstgenerationen, welche man auf dem Ahorn findet, sehen wieder so wie die gewöhnliche Form von *Aphis aceris* aus. Lichtenstein (1883), der die geschlechtlichen Tiere dieser Art studierte, fand, daß sie sowohl geflügelte als auch ungeflügelte Männchen besitzt, was sehr wunderbar zu sein schien, aber doch durch den größten Aphidenforscher jener Zeit, Buckton, bestätigt wurde. Endlich wurden aber alle Fragen und Rätsel durch die Untersuchungen von Kessler gelöst.

Kessler (1883) führte seine Beobachtungen im Freien aus, da die Züchtung im Zimmer ihm nicht gelungen war, und stellte fest, daß die Art *Aphis aceris* in zwei verschiedene Species gespalten werden müß. Die Fundatrices beider Arten sehen gleich aus, aber die Tiere der weiteren Generationen sind bei der einen Art grün (*Chaetophorus aceris*), bei der anderen braun (*Chaetophorus testudinatus*). Jede der beiden Arten sieht im Frühjahr ganz anders aus als die vom Juni ab geborenen Generationen. Die von van der Hoeven als *Periphyllus testudo* beschriebene angebliche Art ist die Sommerform von *Chaetophorus testudinatus*. Ebenso gibt es bei *Chaetophorus aceris* eine Sommerform, die sich von der erstgenannten dadurch unterscheidet, daß sie keine Schuppen, sondern statt dieser kleine Borsten besitzt. Beide Sommerformen verharren beinahe

3 Monate lang in einem Ruhezustand, wobei sie keine Lebensäußerungen zeigen. Im Herbste machen sie eine Metamorphose durch, nach der sie die Größe und Gestalt der gewöhnlichen Formen annehmen und die geschlechtliche Generation hervorzubringen beginnen. Die Weibchen der beiden Arten sind ungeflügelt, die Männchen sind ungeflügelt bei *Chaetophorus aceris* und geflügelt bei *Chaetophorus testudinatus*. Diese letztere Entdeckung zeigte, daß die Annahme Lichtenstein's, es kämen bei einer und derselben Art, die man damals *Aphis aceris* nannte, geflügelte und ungeflügelte Männchen vor, nicht richtig war, da es sich ja um 2 Arten, *Chaetophorus testudinatus* und *aceris*, handelte.

Eigene Beobachtungen stellte ich im Frühjahr, Sommer und Herbst 1911 an. Auf Acer polymorphus fand ich im Februar zahlreiche, glänzend schwarze, ovale, 0,7 × 0,2 mm große Eier. Von Ende Februar ab schlüpften aus diesen Eiern zahlreiche Fundatrices aus, obwohl das Wetter noch sehr kühl war und es frostige Tage gab. Die Tiere ernährten sich von dem Saft der Rinde oder der Knospenhüllen, die sich noch nicht geöffnet hatten. Zahlreiche Eier blieben noch immer geschlossen, und sogar als ich sie ins Zimmer gebracht hatte, schlüpften die Fundatrices nicht sofort aus, so daß erst Ende März die letzten Fundatrices erschienen.

Zur Untersuchung setzte ich Zweige von Acer polymorphus in Wassergläser und stellte dieselben ins Zimmer, wo die Temperatur 18° C betrug. Die Entwicklung der Fundatrices dauerte $2^1/_2$ Wochen, denn die Ende Februar aus den Eiern ausgeschlüpften Tiere fingen schon am 15. März an, Junge zu gebären. Unter den erwachsenen Fundatrices waren die beiden oben erwähnten Arten vertreten. Eine Fundatrix von *Chaetophorus aceris* begann am 15. März zu gebären und brachte bis zum 22. März 34 Tiere hervor. Die 2. Fundatrix brachte vom 16. bis zum 20. März 20 Junge hervor, die 3. vom 12.—20. April 33 Junge. Eine Fundatrix von *Chaetophorus testudinatus* hatte vom 18. bis zum 22. März 19 Junge geboren.

Die Entwicklung der 2. Generation dauerte im Zimmer 2 Wochen, und zwar begannen die am 15. März geborenen Tiere am 29. die 3. Generation hervorzubringen. Ein Weibchen der Art *Chaetophorus aceris* brachte vom 29. März bis zum 1. April im ganzen 15 Junge hervor, ein anderes Weibchen vom 29. März bis 2. April 10 Junge, ein drittes vom 31. März bis 2. April 11 Junge usw. In der 2. Generation waren 40—50 % der Tiere geflügelt. Die 3. Genera-

tion konnte nicht mehr lebend erhalten werden, da die Tiere keine genügende Nahrung an den Zweigen fanden und alle abstarben.

Die Entwicklung der im Freien lebenden Fundatrices ging wegen der niedrigen Temperatur sehr langsam vorwärts. Erst am 12.—15. April waren die Tiere vollkommen erwachsen, also dauerte die Entwicklung im Freien 7 Wochen. Mitte April erschienen die ersten Tiere der 2. Generation. Anfang Mai wurden viele Tiere der beiden Arten auch auf Acer campestris gefunden. Mit Acer campestris als Futterpflanze versuchte ich, leider erfolglos, meine Zimmerversuche zu erneuern und mußte weitere Studien im Freien machen. Ende Mai fand ich auf beiden Ahornarten nur geflügelte Tiere, die meiner Meinung nach der 3. Generation angehörten. Im Juni sah ich sie immer noch, wenn auch in kleinerer Zahl, auf der unteren Seite der Blätter sitzen, bis sie endlich alle verschwanden: dafür waren ausnahmslos Tiere der 4. Generation vorhanden, welche, wie es sich zeigte, die Sommerform darstellten. Ob aber diese nur von geflügelten oder auch von ungeflügelten Individuen abstammten, die noch im Mai ihre Jungen ablegten, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, sowie auch die Frage, ob wenigstens einige der geflügelten Weibchen der beiden Arten migrieren oder nicht. Ich konnte nur die der Art *Chaetophorus testudinatus* angehörige Sommerform beobachten. Individuen derselben waren 0,4 × 0,9 mm groß und weißlich-grün gefärbt, so daß man sie von der Blattunterseite, auf welcher sie saßen, kaum unterscheiden konnte. Nach der Geburt blieben die Tiere zunächst noch eine kurze Zeitlang beweglich, bald aber fielen sie in einen Ruhezustand, in dem sie den ganzen Sommer über verharrten. Die Beine wurden zusammengelegt und die Tiere blieben unbeweglich sitzen.

Drei Monate lang befinden sie sich im latenten Zustande und zeigen dabei gar keine Lebenstätigkeit. Bei der sehr starken Hitze des Sommers 1911 sind sogar viele von ihnen beim Austrocknen der Blätter zugrunde gegangen. Nach den Angaben von einigen Autoren dauert in Deutschland die Ruheperiode 3 Monate (Kessler, 1883), während sie in südlichen Gegenden, wie Montpellier, nach Lichtenstein bedeutend länger, d. h. 6 Monate, währt (Mitte Mai bis Mitte November). Die Farbe der Tiere in verschiedenen Gegenden ist auch verschieden: in Montpellier sieht die Form weiß aus, in Paris und in den Pyrenäen grün und violett, in Freiburg, wie erwähnt, weißlich-grün. Im Laufe von 3 Monaten konnte ich durch keinerlei Mittel (Feuchtigkeit oder Kälte) die Sommerform zur Entwicklung

bringen. In einem kühlen Raum blieben die Tiere mehrere Tage lang in demselben Zustand und gingen zugrunde, als die Blätter vertrockneten. Aus der anscheinend unbeeinflußbaren Ruheperiode gehen die Tiere in einen kurz dauernden Zustand über, in welchem sie durch künstliche Mittel zur weiteren Entwicklung gebracht werden können. Davon konnten mich einige Versuche überzeugen.

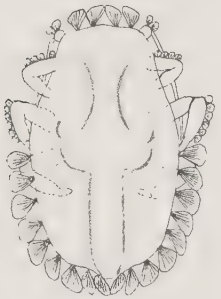


Fig. A.

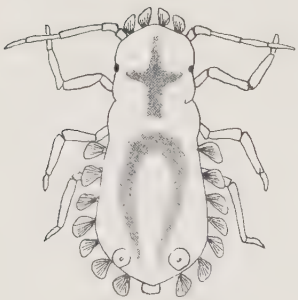


Fig. B.

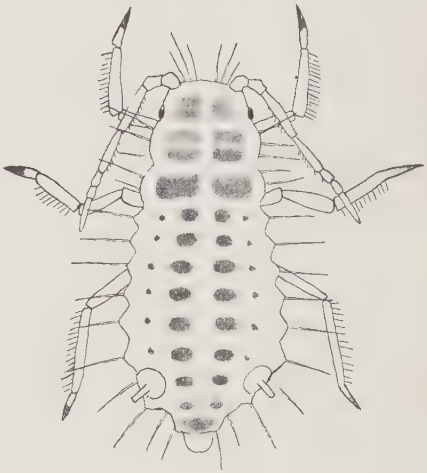


Fig. C.

Anfang Septembar legte ich Blätter mit der Sommerform der Art *Chaetophorus testudinatus* auf Teller, in die etwas Wasser gegossen wurde, und stellte sie in den Abkühler, wo die Temperatur 15° C betrug. Das geschah am 7. September, und schon am 11. fand ich ziemlich weit fortgeschrittene Formen, während noch einige Wochen vorher alle Versuche erfolglos geblieben waren.

Die Weiterentwicklung der Sommerform ging folgendermaßen vor sich: zuerst wurden die Larven (Fig. A) beweglich und begannen Nahrung aufzusaugen; dabei nahmen sie auch an Größe etwas zu, indem sie von 0,9 auf 1,0—1,1 mm heranwuchsen. Die Farbe wurde etwas dunkler, und es traten dunkle Flecken hervor. Im weiteren verschwanden zuerst die Beinschuppen; die Beine wurden

etwas schmäler, die Augen deutlich sichtbar, und es erschien die erste Gliederung des Körpers, dabei nahmen die Larven selbst an Dicke zu. Am Abdomen gingen die 4 Endschuppen verloren, und die Saftröhren kamen deutlich zum Vorschein (Fig. B). Dann machte die Larve unter Größenzunahme ihre letzte Metamorphose durch, wobei die Schuppen abfielen. Auf dem Körper erschienen lange Borsten, die an jedem Segment regelmäßig angeordnet waren. Die Länge der Tiere auf diesem Stadium betrug 1,4 mm (Fig. C). Die ganze Metamorphose dauerte 3—4 Tage. Hierauf wuchs das Tier langsam weiter, bis es endlich die volle Größe erreicht hatte und sofort die geschlechtlichen Jungen abzulegen begann.

Im Freien begann die Metamorphose zwischen dem 13. und 15. September. Am 22. September sah ich schon einige Weibchen, welche die geschlechtliche Generation (5.) hervorbrachten. Bei großer Hitze wird die Entwicklung gehemmt, da die fertigen Tiere keine hohe Temperatur vertragen können und leicht zugrunde gehen. Die Entwicklung beginnt aber sofort, wenn die Temperatur auf 15—20° C sinkt. Die herabgesetzte Temperatur hat also in diesem Falle die Bedeutung eines auslösenden Faktors.

Erwachsene Tiere der 4. Generation von *Chaetophorus testudinatus* brachten jedes ungefähr 15 geschlechtliche Tiere hervor. Es scheint auch, daß die geschlechtlichen Weibchen und Männchen von verschiedenen Weibchen geboren werden, obgleich ich es durch Zimmerversuche nicht feststellen konnte. Die der Art *Chaetophorus testudinatus* angehörenden Männchen waren geflügelt und dunkel, fast schwarz gefärbt. Die Weibchen waren ungeflügelt und enthielten 10—15 Eier. Ende Oktober konnte ich einige copulierende Tiere beobachten. Die Entwicklung der geschlechtlichen Generation dauert demnach ungefähr 4 Wochen.

Die gesamte Zahl der Generationen von *Chaetophorus testudinatus* möchte ich am wahrscheinlichsten gleich 5 annehmen. Die 4. ist die Sommerform, und die 5. Generation ist die geschlechtliche.

Ende Oktober fand ich an Acer polymorphus und Acer campestris grüne, geflügelte sexupare Tiere. Die Tiere gehörten der Art *Chaetophorus aceris* an, und es unterlag keinem Zweifel, daß sie zugeflogene waren, da aus den Sommerformen der beiden Arten stets ungeflügelte Individuen hervorkamen. Die Ansicht von Balbiani, daß eine der *Chaetophorus*-Arten auch migrierende Tiere besitzt, scheint demnach für *Chaetophorus aceris* wahrscheinlich zu sein.

Zum Schluß möchte ich einige von Kessler beschriebene Be-

obachtungen hinzufügen: *Chaetophorus aceris* hat ungeflügelte Männchen, die dunkel graugrün sind (1,75 mm lang), die Weibchen sind ungeflügelt, weißlich, oval (2 mm lang), und haben 4—6 Eier. Kessler beobachtete noch eine 3. Art, die er *Chaetophorus lyropictus* nannte. Diese Art ist den 2 anderen ähnlich, pflanzt sich aber ohne Sommerform fort. Nach Kessler besteht ihr ganzer Lebenszyklus aus 10—12 Generationen, obgleich er dies nicht ganz genau bestimmen konnte. Bei *Chaetophorus lyropictus* sind die Männchen geflügelt und graugrün gefärbt. Die Weibchen sind ungeflügelt, dunkelbraun und enthalten 4—9 Eier.

VI. Besprechung der Resultate und Zusammenfassung.

Die von mir angestellten Untersuchungen, ebenso wie die Resultate einiger anderen Forscher, zeigen, daß jede Aphiden-Art einen eigenartigen, für sie charakteristischen Zyklus besitzt. Im Lebenszyklus der schon ziemlich gründlich untersuchten wie auch der zahlreichen weniger bekannten Arten bleibt noch vieles unklar, doch erlauben die schon vorhandenen Kenntnisse einige Gesetzmäßigkeiten in der Aphidenfortpflanzung festzustellen.

Tab. 24.

	Zeit der Eiablage	Zahl der Generationen	Name des Beobachters
I. Arten mit einjährigem vollkommenem Zyklus:			
Aphis saliceti 1. Reihe	Mai	2	Klodnitski
2. Reihe	Juni	3	
Cladobius	Mai u. Juni	—	Kyber
Chaetophorus testudinatus u. *Ch. aceris*	Oktober	5	Klodnitski
Melanoxanthus salicis u. *Mel. salicola*	„	7	Tannreuther
Siphonophora rosae	Sept. u. Okt.	10	Bonnet
Chaetophorus lyropictus	Oktober	10—12	Kessler
Aphis mali	„	15	Schmiedeberg
II. Arten mit mehr als einjährigem unvollkommenem Zyklus:			
Aphis hederae	—	—	Klodnitski
Siphonophora rosae var. glauca	—	—	Klodnitski
Aphis dianthi	—	—	Kyber

Die Wintereier jeder Aphiden-Art durchlaufen ein bestimmtes Latenzstadium, eine Zeitperiode, in der sie im Ruhezustand verharren. Die Länge dieser Periode ist etwas verschieden: 4—5 Monate bei

Chaetophorus aceris und *testudinatus*, ungefähr 5 Monate bei *Siphonophora rosae*, wie auch wahrscheinlich bei manchen anderen Arten, und 10 Monate bei *Aphis saliceti*. Es scheint, daß diese Latenzperiode durch Kälte oder Wärme nicht sehr wesentlich verlängert oder verkürzt werden kann, wenigstens zeigen es meine Versuche an Eiern von *Aphis saliceti* und *Chaetophorus aceris* usw. In einer für jede Art ziemlich bestimmten Zeit, bei einigen Arten früher, bei anderen später (*Chaetophorus* Ende Februar, *Aphis saliceti* Mitte April usw.), schlüpfen aus den Eiern Fundatrices aus, die sich weiter fortpflanzen. Nach einer Anzahl von parthenogenetischen Generationen wird die geschlechtliche Generation geboren, die wieder Wintereier hervorbringt und damit den Lebenszyklus der Art abschließt.

Bei manchen Arten besteht der Zyklus aus einer bestimmten Zahl von parthenogenetischen Generationen, die mit einer geschlechtlichen Generation abschließen, bei anderen dagegen treten die geschlechtlichen Tiere nach einer inkonstanten Zahl von parthenogenetischen Generationen auf (Davis, 1909). Wenn wir verschiedene Arten betrachten, so werden wir sehen, daß ihre Zyklen aus einer bestimmten, nach der Art aber verschiedenen Anzahl von Generationen bestehen. Bei der gesamten Generationenzahl wird gewöhnlich auch die geschlechtliche Generation mitgerechnet. Auf Grund davon kann man die Aphiden-Arten in eine Reihe mit immer zunehmender Generationenzahl zusammenstellen, wie es in der Tab. 24 geschehen ist. Die Reihe beginnt mit kurzzyklischen Arten, wie z. B. *Aphis saliceti*, bei der die eine Reihe einen Zyklus besitzt, der nur aus 2, die andere einen Zyklus, der aus 3 Generationen besteht. Es folgen andere Arten, in deren Zyklus die Zahl der Generationen immer größer wird, indem sich zwischen die Fundatrices und die geschlechtliche Generation immer neue parthenogenetische Generationen einschieben. So besteht der Zyklus bei der Art *Chaetophorus testudinatus* aus 5, bei *Melanoxanthus salicis* aus 7, bei *Siphonophora rosae* aus 10 Generationen usw.

Alle diese Arten besitzen einen geschlossenen einjährigen Zyklus, außerdem kommen aber andere Arten vor, die mehr als ein Jahr hindurch sich parthenogenetisch fortpflanzen können. Als solche kann man die in der vorliegenden Arbeit behandelten *Aphis hederae* und *Siphonophora rosae var. glauca* nennen. Zu derselben Kategorie kann man auch vielleicht die Aphiden-Art rechnen, bei der Slingerland (1893) 62 parthenogenetische Generationen verfolgte, sowie *Aphis dianthi*, welche Kyber 4 Jahre hindurch im Zimmer und im

Freien sich parthenogenetisch fortpflanzen sah. Aber es müssen auch noch andere Arten mit ähnlicher Fortpflanzungsweise vorhanden sein: ich habe im Winter (Januar und Februar) parthenogenetische Aphiden auf Chrysanthemum und der Hyacinthe beobachtet und konnte auf diesen Pflanzen, welche während des Herbstes und Winters im Zimmer standen, keine Eier finden. Es sind aber keine einheimischen Arten, sondern solche, die wahrscheinlich wie ihre Nährpflanze selbst aus südlichen Gegenden stammten, also an ganz andere Lebensbedingungen angepaßt sind und vielleicht auch darum nach einer anderen Gesetzmäßigkeit sich fortpflanzen.

Bei *Aphis hederae* ist es mir gelungen, das Vorkommen geschlechtlicher Tiere nachzuweisen, obgleich die parthenogenetische Fortpflanzung länger als ein Jahr ununterbrochen fortdauern kann. Daß auch bei der Varietät *glauca* geschlechtliche Tiere vorhanden sind, ist mir höchst wahrscheinlich. Wie es sich bei den anderen Arten dieser Kategorie verhält, bleibt vorläufig noch unklar; auf jeden Fall würde die mehrere Jahre lang dauernde parthenogenetische Fortpflanzung, die von einigen Forschern beschrieben wurde, noch keinen Beweis für das Ausfallen der geschlechtlichen Generation darstellen.

Für die Art und Weise des Vorkommens der geschlechtlichen Individuen in der zweiten Kategorie von Arten mit mehr als einjährigem, unvollkommenen Zyklus mag *Aphis hederae* dienen. Die Untersuchungen zeigen, daß diese Art nach einer Reihe von parthenogenetischen Generationen sich in verschiedene Zweige trennt, in solche, die sich ununterbrochen parthenogenetisch fortpflanzen, und solche, die sexupare Weibchen hervorbringen, welche ihrerseits geschlechtliche Tiere gebären. Von einem parthenogenetischen Hauptstamme lösen sich also verschiedene Zweige ab, von denen einige geschlechtliche Tiere liefern, während die anderen parthenogenetisch bleiben und sich später auf dieselbe Weise verzweigen wie die Tiere des Hauptstammes.

Die steigende Reihe der Zyklen der verschiedenen Aphiden-Arten einerseits und die Art und Weise des Vorkommens der geschlechtlichen Individuen bei den Arten mit unvollkommenen Zyklen andrerseits weist auf die große Ähnlichkeit der Fortpflanzungsweise der Aphiden mit der Vermehrungsart der Cladoceren hin, wie sie von Weismann (1880) dargestellt wurde.

Der Zyklus ist bei jeder Aphiden-Art nicht nur in seinen Haupt-

zügen, sondern auch in seinen Einzelheiten eigenartig ausgebildet, wie aus folgender Zusammenfassung hervorgeht. In der Zahl der hervorgebrachten Jungen unterscheiden sich die einzelnen Arten insofern, als die Maximalzahl bei verschiedenen Arten verschieden ist. Ein weiteres Charakteristikum für jede Aphiden-Species liegt in der Art und Weise des Auftretens geflügelter Individuen in den parthenogenetischen Generationen, was sich bei den untersuchten Arten folgendermaßen vollzieht: 1. *Siphonophora rosae*: in jeder Generation von der 2. bis zur 8. ist eine bestimmte Prozentzahl von Individuen geflügelt, in der 9. Generation, die aus sexuparen Weibchen besteht, tragen alle Tiere ausnahmslos Flügel; die 2. Generation zeigt als Ausnahme Abweichungen von der Regel, indem bei einigen Fundatrices alle Neugebornen zu Geflügelten werden. 2. *Aphis padi*: In der 2. Generation werden sämtliche Gebornen (100 %) zu Geflügelten. 3. *Aphis saliceti*: Alle Weibchen der 2. Generation der 2. Reihe (s. S. 54) werden geflügelt. 4. *Chaetophorus testudinatus* und *Chaetophorus aceris* weisen in der 2. Generation ungefähr 50 % geflügelte Individuen auf. 5. *Aphis hederae*: Vor allem erscheinen die Geflügelten im Herbst (September, Oktober) und Frühjahr (Februar bis Mai), und zwar in der Weise, daß ungefähr $^1/_4$ der ungeflügelten Weibchen, die selbst von einem ungeflügelten Weibchen geboren wurden, eine starke Tendenz besitzt, Geflügelte zu erzeugen, und eine gemischte Brut hervorbringt. Bei anderen Weibchen ist diese Tendenz schwächer, und erst ihre Nachkommenschaft bringt gemischte Kolonien hervor; schließlich gibt es auch solche Weibchen, deren Nachkommenschaft im Laufe mehrerer Generationen gar keine Geflügelten aufweist. 6. *Melanoxanthus salicis* (*salicola*): hier werden von der 2. Generation 95 % geflügelt (Tannreuther, 1907). Außerdem wird nach Angabe verschiedener Autoren bei einigen Arten die letzte parthenogenetische (sexupare) Generation geflügelt. Dies wurde beobachtet bei *Schizoneura lanigera* (Baehr), *Aphis avenae* (Kyber), *Siphonophora rosae*. Bei anderen Arten bleibt die sexupare Generation dagegen ausnahmslos ungeflügelt: z. B. *Aphis hederae* und *Chaetophorus testudinatus*.

Demnach verläuft unter normalen Bedingungen der Zyklus jeder Aphiden-Art mit einer gewissen Regelmäßigkeit. Änderungen, die in der Fortpflanzung einer Art eintreten, können folgende sein: 1. Änderungen, welche die Entwicklung und Fortpflanzung der Tiere in quantitativer Hinsicht modifizieren und in Hemmung oder Beschleunigung der Entwicklung, Verminderung der Zahl der Neu-

geborenen, Größe der Tiere etc. bestehen, bei denen aber die Fortpflanzungsweise dieselbe bleibt, können somatische Änderungen genannt werden. Diese Änderungen stehen also nicht mit dem Auftreten der parthenogenetischen oder geschlechtlichen, geflügelter oder ungeflügelter Individuen im Zusammenhang. Dagegen nenne ich 2. Änderungen, welche sich in der Fortpflanzungsweise und im Auftreten der verschiedenen Formen zeigen, generative Änderungen.

Inwiefern diese Änderungen von äußeren Bedingungen abhängig sind, zeigen die in dieser Arbeit gewonnenen Resultate. Von äußeren Bedingungen zog ich Temperatur und Nahrung in Betracht. Aus meinen Experimenten läßt sich schließen, daß die äußeren Bedingungen nur somatische und keine generativen Änderungen im Leben der Tiere hervorrufen können. Der wichtigste äußere Faktor, nämlich die herabgesetzte Temperatur, dessen Einfluß sich als somatisch besonders wirksam erwies, war doch nicht imstande, generative Änderungen hervorzurufen. Bei meinen Versuchen dauerte die Einwirkung der herabgesetzten Temperatur auf die Art *Aphis hederae* 5 Monate, auf *Siphonophora rosae* 2 Monate, blieb jedoch insofern ohne Erfolg, als keine geschlechtlichen Tiere auftraten. Ebenso wurde die parthenogenetische Vermehrung auch bei Einwirkung von Wärme trotz des Depressionszustandes beibehalten.

Das Geschilderte erlaubt die Schlußfolgerung, daß die generativen Änderungen bei den Aphiden von inneren, im Keimplasma bestimmten, Ursachen abhängen, von äußeren Bedingungen aber nicht beeinflußt werden können.

Als hauptsächlich von inneren Ursachen abhängig muß auch das Erscheinen geflügelter Individuen betrachtet werden, welches nach der Ansicht einiger Forscher als Beweis für die Hypothese der äußeren Bewirkung angesehen wurde. So spricht z. B. J. Loeb (1906) von einem „Einfluß, den die Abkühlung auf die Entwicklung der Flügel der Blattläuse hat. Solange bei hinreichender Feuchtigkeit die Temperatur hoch ist, bleiben die Aphiden flügellos. Erniedrigt man aber die Temperatur, so beginnen bei allen Blattläusen Flügel zu wachsen. Hier ist es also eine Temperaturerniedrigung, die das Wachstum eines Organs hervorruft oder beschleunigt. Die Autoren stellen meist die Sache so dar, als ob es sich hier um eine Folge von Nahrungsmangel handelt, wobei sie jedoch übersehen, daß

bei niedriger Temperatur die Energie der Lebenserscheinungen und damit das Bedürfnis nach Nahrungsaufnahme auch verringert ist". In etwas anderer Weise wurde diese Hypothese von Mordwilko (1907) und Macchiatti (1884) aufgestellt, welche der Ansicht sind, daß unter ungünstigen Ernährungsbedingungen, wie z. B. beim Austrocknen der Pflanzen, die neugebornen Tiere zu Geflügelten werden. Die beiden Hypothesen würden zwei Möglichkeiten in sich schließen. Entweder können sich noch bei erwachsenen Tieren die Flügel entwickeln, wie es der angeführte Passus von Loeb vermuten läßt, oder es werden alle Neugeborenen durch Einwirkung ungünstiger äußerer Faktoren zu geflügelten Weibchen. Die beiden Möglichkeiten stimmen insofern miteinander überein, als sie die geflügelten Individuen als indeterminierte ansehen. In diesem Falle sollte auch die Vergrößerung oder Verkleinerung der Zahl der geflügelten Individuen als somatische Änderung betrachtet werden.

Gegen die erste Hypothese ist zu bemerken, daß eine Flügelentwicklung bei erwachsenen Aphiden überhaupt nicht vorkommen kann. Diese Tatsache wurde schon von Bonnet und de Geer festgestellt, und auch meine eigene Erfahrung konnte sie bestätigen. Einige Tage nach der Geburt kann man bei manchen Larven die Flügelanlagen erkennen, die immer größer werden und als deutliche Ausstülpungen der Haut in der Schultergegend hervortreten. Die Flügel sind in diesen Anlagen zusammengerollt, wie man es noch nach der letzten Häutung erkennen kann, breiten sich dann aber sofort aus. Aber auch die Neugeborenen scheinen sich durch äußere Faktoren im Sinne der zweiten oben erwähnten Hypothese nicht beeinflussen zu lassen. Das haben die Untersuchungen über das Vorkommen der Geflügelten bei den Arten *Aphis hederae*, *Siphonophora rosae* und anderen gezeigt. Aus ihnen ergab sich, daß die Geflügelten determiniert sind und Kälte sowie auch Hunger keinen Einfluß auf ihr Auftreten ausüben können. Allerdings hat die Wirkung der hohen Temperatur auf *Aphis hederae* etwas andere Resultate ergeben, da sich bei dieser Art in der Wärme die Geflügelten in kleinerer Zahl zeigten oder ganz verschwanden. Wegen der Schwierigkeit der Untersuchung, die im Kapitel über *Aphis hederae* schon geschildert ist, bleibt die Frage offen, ob es sich hier wirklich um eine direkte Beeinflussung durch hohe Temperatur oder um eine Hemmung der Flügelentwicklung infolge der Wärme handelt. Letztere Möglichkeit hat viel Wahrscheinlichkeit für sich, steht aber mit den oben erwähnten Hypothesen in keinem Zusammenhang. Das Auf-

treten der Geflügelten muß also auch als eine generative Änderung angesehen werden. Auf Grund des Besprochenen ist anzunehmen, daß die eigenartigen Zyklen der Aphiden-Arten als Anpassungen an verschiedene Lebensbedingungen entstanden sind.

Diese Anschauungen werden außer durch das schon Besprochene noch durch folgende Betrachtungen gestützt. Jede Art hat eine bestimmte optimale Temperatur, bei der sie sich am besten entwickelt. Ich fand im Sommer in einem Treibhaus eine Art, die bei beinahe 50° C sich sehr gut fortpflanzte. Das Optimum von *Siphonophora rosae* liegt zwischen 20—24° C, bei *Aphis hederae* zwischen 16—20° C, bei *Siphonophora rosae var. glauca* zwischen 15—30° C.

Ferner ist jede Art betreffs ihrer Ernährung an eine bestimmte Pflanze oder begrenzte Pflanzengruppe gebunden. Ich machte zahlreiche Versuche, Tiere von verschiedenen nicht migrierenden sowie auch migrierenden Arten auf anderen als ihren gewöhnlichen Futterpflanzen zu züchten, hauptsächlich auf Epheu. Ich versuchte es mit den Rosenaphiden, mit *Aph. padi*, *Aph. sambuci*, *Aph. dianthi* etc., bekam aber immer negative Resultate. Das Migrieren selbst hängt nicht, wie einige Forscher meinten, von einer Lichtreizung ab, sondern wahrscheinlich werden die erwachsenen, geflügelten Tiere durch den Wind in verschiedenen Richtungen fortgetrieben. Ein großer Teil geht dabei zugrunde, während die übrigen auf bestimmte Pflanzen gelangen und sich weiter vermehren.

Bei Arten, deren Futterpflanze während des Sommers schlechte Nahrung liefert, zeigt sich die Anpassung auf verschiedene Weise: 1. Von den auf der Weide lebenden Arten gibt *Aphis saliceti*, da sie sich nur von ganz jungen Trieben und Blättern ernähren kann, schon im Frühjahr die geschlechtlichen Tiere und Wintereier, da ihnen ja im Sommer die erforderliche Nahrung nicht mehr zur Verfügung steht. Dagegen können sich zwei andere Arten, die auf der Weide leben und sich mit geringerer Nahrung, die eine mit der Rinde des Baumes, die andere mit ausgewachsenen Blättern, begnügen, im Sommer weiter parthenogenetisch fortpflanzen. 2. *Chaetophorus testudinatus* und *aceris* bringen eine Sommerform hervor, die der starken Hitze angepaßt ist und die Erhaltung der Art während des Sommers möglich macht. 3. *Aphis padi* und einige andere Arten migrieren auf Gramineen und andere einjährige Pflanzen (*Aph. padi* auf Hafer), wo sie während des Sommers Futter finden. 4. Selbst die Erscheinung, daß bei einigen Arten geschlechtliche

Tiere im Herbst auftreten, muß als eine Anpassung betrachtet werden, denn bei anderen Arten, deren Futterpflanzen (Epheu, Rose) im Winter ihre Blätter nicht abwerfen, wird die parthenogenetische Fortpflanzung beibehalten, wenn nicht zu große Kälte die Tiere zugrunde richtet.

Es bleibt nun noch einiges über Varietäten und Farbenverhältnisse der Aphiden-Arten zu bemerken. Auf einer und derselben Pflanze begegnet man häufig entweder zwei nah verwandten Arten oder zwei Varietäten einer und derselben Art, die verschieden gefärbt sind. Dabei stellen diese verschiedenen Farben gewöhnlich nur verschiedene Nuancen von zwei bestimmten Grundfarben dar: grün und gelbbraun, z. B. *Chaetophorus aceris* grün, *Chaetophorus testudinatus* gelbbraun, *Siphonophora rosae* grün und braun, *Aphis saliceti* grün und gelb, *Aphis sambuci* dunkel- und hellbraun. Bei den geschlechtlichen Tieren sind gewöhnlich die Männchen dunkler gefärbt als die Weibchen. Die bisher genannten Arten besitzen einen vollkommenen und geschlossenen Lebenszyklus. Anders verhält es sich bei Arten mit unvollkommenem Zyklus. Diese sind nämlich stets einfarbig, z. B. *Aphis hederae* und *Siphonophora rosae var. glauca*. Diese einfache oder gemischte Färbung der auf einer und derselben Pflanze lebenden Arten und Varietäten steht wahrscheinlich mit der Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen in Zusammenhang.

Die Resultate der Untersuchung, welche zu dem Schlusse führen, daß bei den Aphiden das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere nur von inneren Ursachen abhängt, schließen jedoch nicht aus, daß äußere Bedingungen das Vorkommen von geschlechtlichen Tieren begünstigen oder unterdrücken können. Dabei darf man aber die Geschlechtsbeeinflussung nicht mit der Geschlechtsunterdrückung verwechseln, was zuweilen vorkommt. Einige Experimente, die an Pflanzen gemacht wurden, erweckten den Anschein, als ob äußere Faktoren das Geschlecht zu beeinflussen imstande wären. Issakowitsch (1907) führt als Beispiel Experimente von Klebs an, die dieser an Farnprothallien anstellte. Es wurden nämlich infolge von Lichtmangel Organismen mit nur männlichen Organen erzeugt. Dabei vergißt man aber, daß hier keine Geschlechtsbeeinflussung, sondern einfach eine Unterdrückung des anderen Geschlechts, also keine generative, sondern rein somatische Änderung vorlag. Ob aber im Tierreiche eine direckte Geschlechtsbeeinflussung überhaupt eintritt oder ob es sich in den bisher bekannten Fällen um eine

Abänderung im Sinne einer Geschlechtsunterdrückung handelt, ist bis heute noch nicht klar.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch bei manchen Aphiden das Auftreten der geschlechtlichen Tiere durch gewisse äußere Einflüsse unterdrückt wird. Es ist z. B. möglich, daß bei Arten mit unvollkommenem Zyklus unter gewissen äußeren Bedingungen sich nur die parthenogenetischen Tiere entwickeln können, die geschlechtlichen aber zugrunde gehen. Die genealogischen Reihen, welche mit geschlechtlichen Tieren abschließen, würden in diesem Falle zugrunde gehen, andere Reihen dagegen begünstigt werden und die parthenogenetischen Tiere daher zahlreich vorkommen können. Eine wirkliche Beeinflussung des Vorkommens der geschlechtlichen Tiere und des Verlaufs des ganzen Zyklus scheint aber auf Grund der ausgeführten Untersuchungen unmöglich zu sein. Die experimentellen Ergebnisse der Arbeiten über den Generationswechsel anderer Gruppen zu besprechen würde zu weit führen.

Papanikolau machte einen Versuch, das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere bei Cladoceren in einen Zusammenhang mit der Kernplasmarelation zu bringen. Seine Untersuchungen an Darmepithelzellen geben aber keine Beweise, die diese Theorie genügend stützen könnten. Die Kern- und Zellgröße bei den Tieren älterer Generationen sowie auch bei denen, die sich unter günstigen Bedingungen entwickeln, wächst, wie seine Abbildungen zeigen, über das Normale hinaus. Über das Verhältnis k/p kann man aber daraus noch nichts schließen. Auch Woltereck hält die Angaben von Papanikolau über die Kernplasmarelation für sehr zweifelhaft: er meint, es sei äußerst schwer zu beurteilen, ob wirklich eine gesetzmäßige Zellveränderung vorliegt oder eine Veränderung, die auf verschiedener Lage der Zellen, Alter, individuellen Unterschieden beruht. Wenn eine Kernplasmarelation bei Cladoceren auch wirklich vorhanden wäre, so wäre, nach Woltereck, doch die Veränderung k/p höchstens als die erste Folge einer Einwirkung der geschlechtsbestimmenden Faktoren anzusehen.

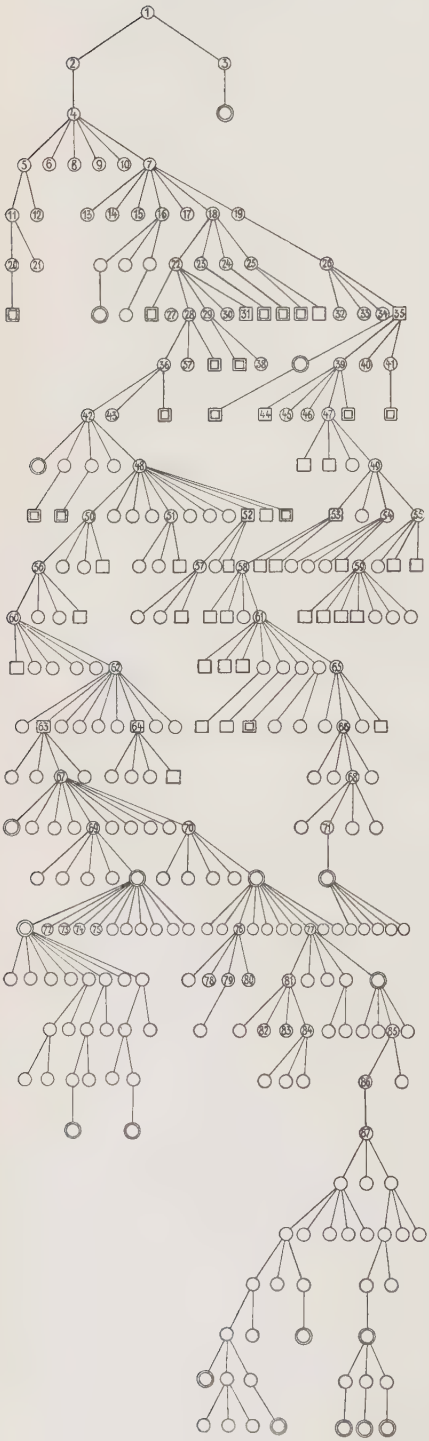
Auf einigen Schnittpräparaten der Art *Siphonophora rosae* habe ich auch die Größe der Darmepithelzellen untersucht und benutzte hierzu Tiere der 2. und 8. Generation. Ich konnte aber keine bedeutenden Unterschiede, weder in der Zellgröße noch in der Kernplasmarelation, auffinden. Meine Kältetiere derselben Art wiesen in 4. und 5. Generation ziemlich bedeutende morphologische Unterschiede gegenüber den in normaler Temperatur gehaltenen Tieren auf. Sie

waren beinahe 1,5mal so groß wie die normalen. Ebenso zeigten die Darmepithelzellen dieser Tiere eine bedeutende Vergrößerung die aber Plasma und Kern im gleichen Verhältnis betraf. Überhaupt ergab es sich, daß diese Vergrößerung der Wirkung der Feuchtigkeit, nicht aber der der Kälte zugeschrieben werden muß.

Die gewonnenen Resultate erlauben, folgende allgemeine Schlüsse zu ziehen: Jede von den untersuchten Aphiden-Arten besitzt einen eigenartigen Zyklus, der aus parthenogenetischen und geschlechtlichen Generationen besteht. Das Vorkommen der geschlechtlichen Tiere wie auch die anderen Eigenschaften der Zyklen (das Vorkommen der Geflügelten, Ruheperiode der Eier usw.) sind von inneren Ursachen abhängig. Die äußeren Faktoren können nur zu somatischen Änderungen, also solchen, die aus Hemmung der Entwicklung und verschiedenen quantitativen Modifikationen bestehen, führen. Sie können aber keine generativen Änderungen, die die Fortpflanzungsweise in qualitativer Hinsicht modifizieren, hervorrufen.

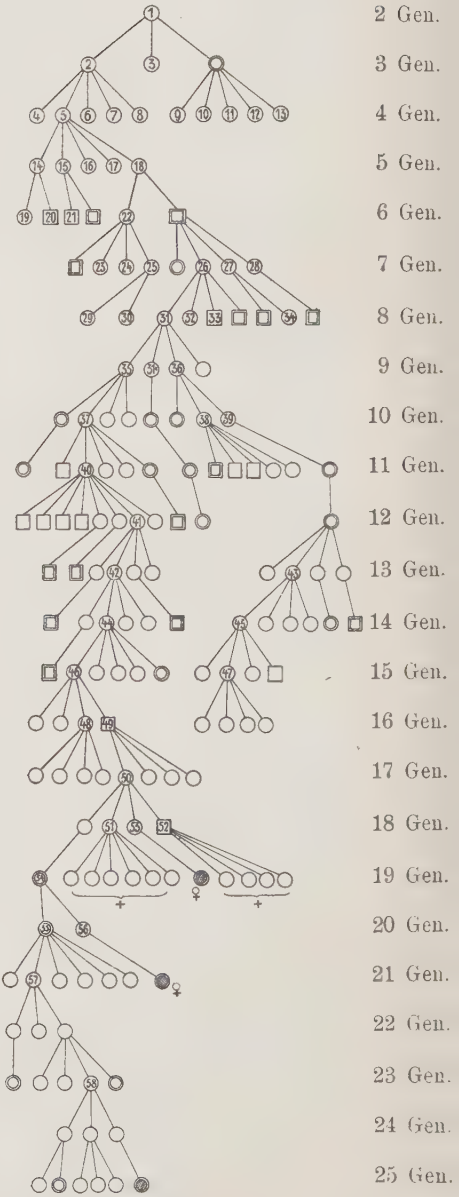
Was im speziellen die einzelnen Arten betrifft, so zeigte es sich, daß hier zwei Kategorien vorkommen können: a) Eine Gruppe von Arten mit einjährigem, vollkommenem und geschlossenem Zyklus. Bei dieser Kategorie kommen die geschlechtlichen Tiere meistens nach einer bestimmten Zahl der parthenogenetischen Generationen vor. Einige Arten weisen verschiedene Reihen auf, bei denen die geschlechtlichen Tiere nach einer für jede Reihe konstanten Zahl von parthenogenetischen Generationen auftreten. b) Eine zweite Gruppe mit unvollkommenem Zyklus, deren genealogische Stämme sich ununterbrochen sehr lange Zeit hindurch parthenogenetisch fortpflanzen können. Von diesen Stämmen trennen sich stufenweise Zweige ab, die mit geschlechtlichen Tieren schließen.

Tab. 1. I. Gruppe



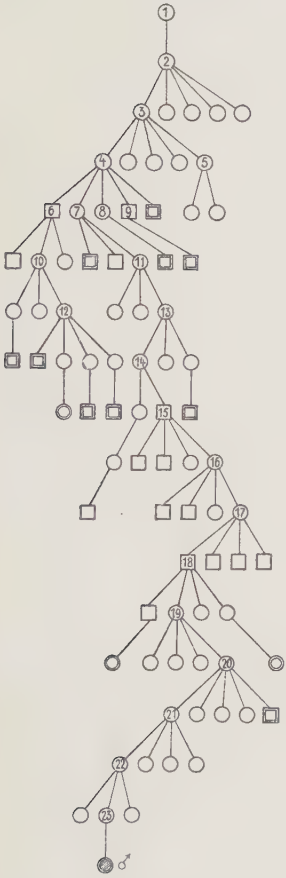
Anhang.[1])

Tab. 2. II. Gruppe.



1) Die Erklärung zu Tabelle 1 — siehe auf der nächsten Seite.

Tab. 3. III. Gruppe.

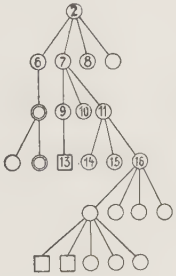


2 Gen.
3 Gen.
4 Gen.
5 Gen.
6 Gen.
7 Gen.
8 Gen.
9 Gen.
10 Gen.
11 Gen.
12 Gen.
13 Gen.
14 Gen.
15 Gen.
16 Gen.
17 Gen.
18 Gen.
19 Gen.

Tab. 4. Kältegruppen.

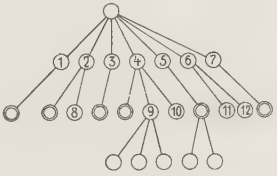
I. Gruppe

II. Gruppe



3 Gen.
4 Gen.
5 Gen.
6 Gen.
7 Gen.
8 Gen.

Tab. 5. Wärmegruppe.



8 Gen.
9 Gen.
10 Gen.

Erklärung zu den genealogischen Tabellen 1—5.

○ Ungeflügelte parthenogenetische Nachkommenschaft eines ungeflügelten Weibchens.

◎ Ungeflügelte parthenogenetische Nachkommenschaft mehrerer ungeflügelten Weibchen oder Reservekultur.

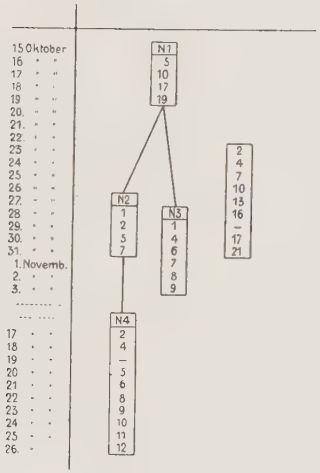
□ Gemischte, also aus ungeflügelten wie auch geflügelten parthenogenetischen Individuen bestehende Nachkommenschaft eines ungeflügelten Weibchens.

▨ Gemischte parthenogetische Nachkommenschaft mehrerer Weibchen.

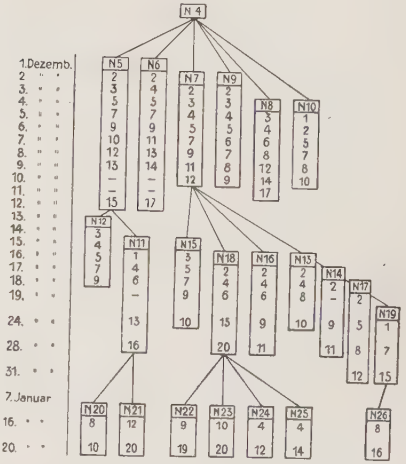
● Geschlechtliche Nachkommenschaft.

Aphis hederae. I. Gruppe.

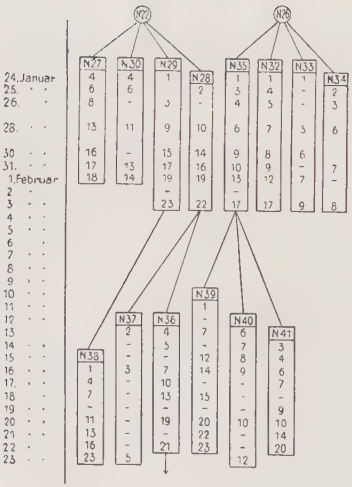
Tab. 6a.



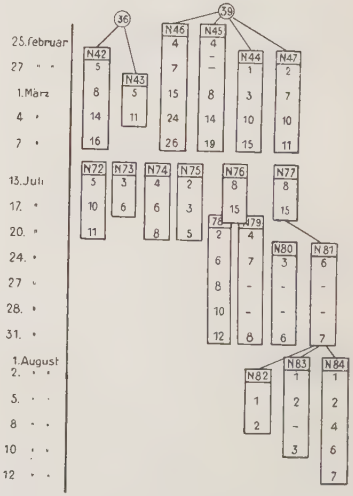
Tab. 6b.



Tab. 6c.

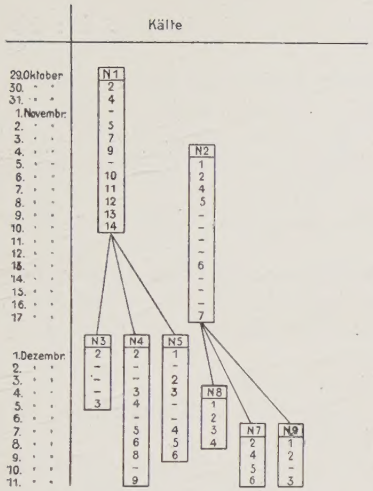


Tab. 6d.

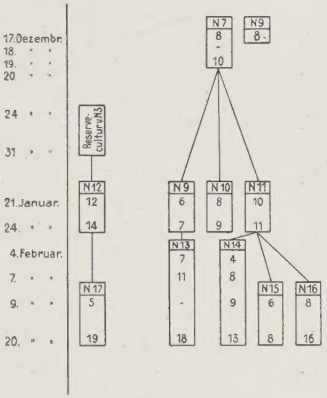


Anm. Tabelle 6b bildet die Fortsetzung von 6a, 6c von 6b und 6d von 6c.

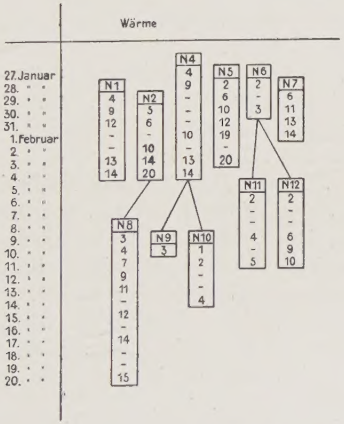
Tab. 7a.



Tab. 7b (Forts. von 7a).



Tab. 8.



Literaturverzeichnis.

1. v. Baehr, W. B., 1909, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse, in: Arch. Zellforsch., Vol. 3.
2. Balbiani, E., 1869, Mémoires sur la génération des Aphides, in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 11, 1870; Vol. 14, 1872; Vol. 15.
3. Bonnet, Ch., 1779, Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Traité d'insectologie, Vol. 2.

4. Buckton, G. B., 1881, Monograph of the Britisch Aphides, Vol. 4, London.
5. Cholodkovski, N., 1902, Aphidologische Mitteilungen, in: Zool. Anz., Vol. 26.
6. de Geer, 1778, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes.
7. Davis, J. J., 1909, Biological studies on the species of Aphididae, in: U. S. Dept. of Agr., Bur. Ent. (tech. Ser.), No. 12, pt. 8.
8. Issakowitsch, A., 1907, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 69.
9. Kessler, H. F., 1886, Notizen zur Lebensgeschichte der Rosenblattlaus, Kassel.
10. —, 1883, Die Entwicklung und Lebensgeschichte von Chaetophorus aceris Koch, Chaetophorus testudinatus Thornton, Chaetophorus lyropictus Kessler u. s. w., in: Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol., Vol. 51.
11. Koch, C. L., 1857, Die Pflanzenläuse, Nürnberg.
12. Kyber, J. F., 1815, Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse, in: Germar, Magazin Entomol.
13. Kuttner, O., 1909, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren, in: Intern. Rev. Hydrobiol.
14. Lichtenstein, 1883, De l'évolution biologique des pucerons en général et du phylloxera en particulier, Paris.
15. Loeb, J., 1906, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig.
16. Macchiati, L., 1884, A proposito della teoria del Chiarissimo Sig. J. Lichtenstein del titolo: „L'evolutione biologica degli Aphidi in generale e della Fillossera in particolare", in: Bull. Soc. entomol. Ital., Anno 16.
17. Mordwilko, A., 1907, Beiträge zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini, in: Biol. Ctrbl., Vol. 27.
18. Morgan, T. H., 1909, Experimentelle Zoologie, Leipzig.
19. —, 1909, A biological und cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids, in: Journ. exper. Zool. Vol. 6.
20. Papanikolau, G., 1910, Ueber die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 30.
21. Shull, A. F., 1910, Studies in the life cycle of Hydatina senta, in: Journ. exper. Zool., Vol. 8.
22. Slingerland, W. V., 1893, Some observation on plant lice, in: Science, Vol. 21.
23. Stevens, N. M., 1906, Studies on the germ cells of Aphids, in: Carnegie Inst. Washington, Tabl. 51.
24. Tannreuther, G. W., 1907, History of the germ cells and early embryology of certain Aphids, in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat.
25. Wolterek, B., 1911, Veränderungen der Sexualität bei Daphniden, in: Intern. Rev. Hydrobiol., Vol. 4.
26. Weismann, A., 1880, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 33.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.